SHOUT IT
SHARE

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 259	51 S., 12 Taf., 8 Abb., 6 Tab.	Stuttgart, 27. 2. 1998

Gastropoden der *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens (Miozän, Süddeutschland)

Gastropods of the *kleini* layers of the Steinheim Basin (Miocene, southern Germany)

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Von Imme Finger, Hamburg

Mit 12 Tafeln, 8 Abbildungen und 6 Tabellen

Abstract

Gastropods have been investigated in sediment samples from the *kleini* layers of the Steinheim Basin. Particular attention was paid on the characterization of *Gyraulus kleini* Gottschick & Wenz 1916 (Gastropoda: Planorbidae), whose position as founder species of the famous planorbid evolutionary trees has been under discussion since Hilgendorf (1867).

To characterize *G. kleini,* more than 300 shells were analyzed by scanning electron microscopy. Beside the morphology of the teleoconch, in particular the characters of the protoconch were measured and statistically analyzed. The results show that only one *Gyraulus* species inhabitated the lake during the sedimentation period referred to in the present study. Thus *G. kleini* may well be the founder species of the evolutionary trees of planorbids in the Steinheim Basin. However, further investigations in higher strata are necessary to back up this conclusion.

All other limnic and terrestrial gastropods contained in the samples were studied taxonomically. Abundances and species numbers in samples from the various horizons were tabled and subjected to statistical treatment.

Relative uniformity was the typical pattern among all strata. Significant differences only exist between a few of them, likely reasons for these differences are discussed.

Zusammenfassung

Sedimentproben aus den *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens wurden auf ihre Gastropodenführung untersucht. Besondere Aufmerksamkeit fand die Charakterisierung von *Gyraulus kleini* Gottschick & Wenz 1916 (Gastropoda: Planorbidae), dessen evolutive Stellung als Gründerart der berühmten Planorbiden-Stammbäume seit Hilgendorf (1867) diskutiert wird.

Zur Kennzeichnung von *G. kleini* wurden über 300 Gehäuse rasterelektronenmikroskopisch analysiert. Neben der Morphologie des Teleoconchs wurden vor allem Merkmale des Protoconchs ermittelt und statistisch ausgewertet. Während des betrachteten Ablagerungszeitraums hat nur eine Gyraulen-Art den See bewohnt. Die Untersuchungsergebnisse deuten darauf hin, daß *G. kleini* die Gründerart der Gastropoden-Stammbäume ist, wenngleich weitere Untersuchungen der stratigraphisch folgenden Schichten erforderlich sind, um dies zu bestätigen.

Die ferner in den Proben enthaltenen sonstigen limnischen sowie terrestrischen Gastropoden wurden taxonomisch bearbeitet, Individuen- und Artenzahlen der einzelnen Horizont-Proben tabellarisch aufgelistet sowie statistisch analysiert.

Das Material ist über alle Schichten durch relative Gleichförmigkeit gekennzeichnet. Signifikante Unterschiede bestehen nur zwischen wenigen Horizont-Proben; mögliche Ursachen für diese Differenzen werden diskutiert.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material und Methoden 4
    2.1. Material 4
    2.2. Methoden 6
3. Ergebnisse 7
    3.1. Erhaltungszustand 7
    3.2. Gastropoden-Gruppen 7
    3.3. *Gyraulus kleini* 9
    3.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich 14
    3.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich 18
4. Diskussion 26
    4.1. Erhaltungszustand 26
    4.2. Gastropoden-Gruppen 26
    4.3. *Gyraulus kleini* 27
    4.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich 28
    4.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich 28
5. Literatur 29
    Tafeln 32

1. Einleitung

Das Steinheimer Becken befindet sich rd. 70 km östlich von Stuttgart. Zunächst führte man seine Entstehung auf die Einwirkung endogener Kräfte zurück (QUENSTEDT 1866; FRAAS 1900, 1914; BRANCO & FRAAS 1905; KRANZ 1914, 1937; KLÄHN 1922, 1923; BENTZ 1923, 1925; KRANZ et al. 1924 u. a. m.). In späteren Untersuchungen wurde die Hypothese vertreten, daß sich die Trichterstruktur durch einen Meteoriteneinschlag bildete (ROHLEDER 1933; STUTZER 1936; DIETZ 1959; GROSCHOPF & REIFF ab 1966; ENGELHARDT et al. 1967; REIFF 1977 u. a. m.). Es wird angenommen, daß die Aussprengung des Steinheimer Beckens zeitgleich mit der des Nördlinger Rieses erfolgte, für welches der Einschlagszeitpunkt des Meteoriten radiometrisch auf 14,8 ± 0,7 Millionen Jahre datiert wurde (GENTNER et al. 1963).

Nach dem Einschlag des Meteoriten bildete sich im Trichterbereich ein See, welcher aufgrund seiner isolierten Lage ein hydrologisch geschlossenes System darstellte (REIFF, 1988).

Bohrungen gaben Aufschluß über die Lagerungsverhältnisse (GROSCHOPF & REIFF 1966 a–b, 1969, 1970, 1971; REIFF 1977): Nachgewiesen ist eine Schichtenfolge von liegendem Weiß-Jura, abgedeckt von der sog. „Primären Beckenbreccie" (d. h. der Rückfall-Breccie des Impacts) und darauf folgenden, bis zu 40 m mächtigen tertiären See-Ablagerungen sowie quartären Horizonten im Hangenden.

Die miozänen Schichten sind gekennzeichnet durch ausgesprochen hohe Fossilinhalte. Neben anderen taxonomischen Gruppen haben insbesondere die Gastropoden, unter ihnen vor allem die dominante, durch Formenmannigfaltigkeit und Ausbildung endemischer Spezies hervortretende Familie Planorbidae, Aufmerksamkeit erregt.

Erste detaillierte Untersuchungen der stratigraphischen Abfolge der Planorbiden veranlaßten HILGENDORF (1867) zur Aufstellung eines Stammbaums von *Planorbis multiformis*, welcher, nur 8 Jahre nach dem Erscheinen von DARWINS Deszendenz-Theorie (DARWIN 1859), einen ersten paläontologischen Beleg für evolutive Entwicklungen gab. HILGENDORFS Stammbaum weist eine Hauptreihe mit großen, meist häufig auftretenden Formen sowie zwei Nebenreihen mit kleinen, selteneren Gastropoden auf. Eine Nebenreihe zweigt vom Hauptast ab, während die zweite eine direkte Verbindung zu der Gründerart hat, welche als *Planorbis multiformis aequeumbilicatus* HILGENDORF bezeichnet wurde. HILGENDORF ging also von monophyletischer Entwicklung aus, modifizierte seine Darstellung jedoch später dergestalt, daß er den Platz für die Ausgangsform freiließ (HILGENDORF 1877, 1879).

Folgende Untersuchungen bestätigten in weiten Bereichen die zitierten Befunde, gehen jedoch von polyphyletischer Abstammung aus. So stellte HYATT (1880) 4 Stammbäume auf, als deren Gründer 4 Varietäten des *Planorbis levis* v. KLEIN genannt wurden; erneute detaillierte Bearbeitungen der Steinheimer Planorbiden erfolgten seit 1911 durch GOTTSCHICK und WENZ. Als Ursprungsart für die Gastropoden-Reihen wurde *Gyraulus multiformis kleini* GOTTSCHICK & WENZ, aufgespalten in drei lückenlos ineinander übergehende Varietäten – *applanatus, dealbatus* und *kleini* –, angesehen, welche als einzige Formen der Gyraulen-Stammbäume auch außerhalb des Steinheimer Beckens verbreitet waren (GOTTSCHICK 1919/20, 1920 d, 1925; GOTTSCHICK & WENZ 1916 c). Von diesen leiteten die Bearbeiter zunächst *G. steinheimensis* mit ebenfalls drei Morphotypen ab, aus denen sich in der Folge die eigentlichen Reihen entwickelt haben sollen (GOTTSCHICK 1919/20; WENZ 1922 a).

Rund 40 Jahre später bearbeitete MENSINK (1967, 1984) die Planorbiden der Hauptreihe mit Hilfe biometrischer Methoden. Als Ursprungsart nannte er *Gyraulus kleini*, der sich in *G. steinheimensis* und *G. sulcatus* umgestaltete. Aufgrund umfangreicher Messungen der Schalenmorphologie konnte er belegen, daß zwischen den Gyraulen ein genetischer Zusammenhang besteht.

Neuere Befunde der Protoconch-Mikroskulpturen, die mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops (REM) gewonnen wurden, untermauerten MENSINKS Resultate, indem auf den Embryonalgehäusen der Arten der Hauptreihe eine sich in stratigraphischer Abfolge ändernde Anzahl von Spiralstreifen nachgewiesen wurde (GORTHNER 1992). Analysen von NÜTZEL & BANDEL (1993) der in den Nebenreihen enthaltenen Gastropoden führten zur Einteilung der Gyraulen in 3 morphologische Gruppen und stellten damit wiederum die Monophylie-Hypothese in Frage.

Ziel vorliegender Untersuchung war, durch detaillierte Erfassung der in den stratigraphisch ältesten lakustrinen Ablagerungen enthaltenen Planorbiden eine genaue Charakterisierung der Gründerart(en) vorzunehmen, um die Frage nach mono- bzw. polyphyletischem Ursprung der einzelnen Entwicklungslinien zu klären. Berücksichtigt wurden neben den Gyraulen auch die sonstigen limnischen und terrestrischen Gastropoden, um auf diese Weise zu einer genaueren Charakterisierung der durch die Beprobung erfaßten Schichten zu gelangen.

Dank

Mein Dank gilt vor allem Herrn Prof. Dr. K. Bandel (Hamburg) für die Überlassung des Themas zu meiner Diplom-Arbeit sowie ständige Diskussionsbereitschaft während der Fertigstellung, ferner für die Veranlassung der finanziellen Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Projekt Nr. He 873/2-1). Den Herren Dr. H. Janz und Dr. E. P. J. Heizmann (Stuttgart) danke ich für die herzliche Betreuung und Einführung in die Aufgabenstellung während meines Aufenthalts in Stuttgart. Herr Dr. B. Hausdorf (Hamburg) hat durch seine freundliche Hilfestellung bei der Bestimmung der terrestrischen Gastropoden zum Gelingen der Arbeit beigetragen. Für die Unterstützung in der statistischen Aufarbeitung des Datenmaterials bin ich Herrn Dr. U. Damm (Hamburg) zu Dank verpflichtet. Den Herren cand. geol. A. Kunz (Hamburg) und Prof. Dr. W. Arntz (Bremerhaven) danke ich für wertvolle Diskussionsbeiträge sowie kritische Durchsicht des Manuskripts.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Die der Arbeit zugrunde liegenden Proben entstammen den *kleini*-Schichten am Westrand des Steinheimer Beckens, dem Vorderen Grot (zur Verbreitung und Mächtigkeit der *kleini*-Schichten vgl. Hilgendorf 1867; Gottschick 1911, 1919/20; Kranz 1914; Gottschick & Wenz 1919; Mergelsberg 1980; Bahrig et al. 1986). Im November 1994 wurden drei Schurfe (Ga, Gb, Gc), im April 1995 vier weitere (Gd, Ge, Gf, Gg) angelegt (Abb. 1 und 2), welche insgesamt 45 Horizont-Proben umfassen.

Leitung der Grabungen, Profilbeschreibungen und Entnahme der Sedimentproben erfolgten durch Dr. E. P. J. Heizmann und Dr. H. Janz (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart).

Aufgrund der lithologischen Ähnlichkeiten – überwiegend liegen schluffige und sandige Kalke vor – wird auf detaillierte Profilangaben verzichtet, zumal eine Korrelation einzelner Horizonte nicht durchführbar ist (vgl. Finger 1996; Janz 1997). Die Lage der Schurfe sowie die Anzahl und Entnahmetiefe der Sedimentproben werden nachstehend aufgeführt:

Ga: Vorderer Grot, Feld Fink, 543,14 m ü. NN; Koordinaten: 3577499 (R), 5394317 (H); 7 Horizont-Proben aus 2–3,5 m u. G.;
Gb: Vorderer Grot, Feld Fink, 550,49 m ü. NN; Koordinaten: 3577415 (R), 5394316 (H); 10 Horizont-Proben aus 1,8–4 m u. G;
Gc: Vorderer Grot, Feld Mack, 565,70 m ü. NN; Koordinaten: 3577325 (R), 5394300 (H); 4 Horizont-Proben aus 2,7–3,7 m u. G;
Gd: Vorderer Grot, Feld Buck, 536,98 m ü. NN; Koordinaten: 3577570 (R), 5394673 (H); 4 Horizont-Proben aus 2,8–4,3 m u. G.;
Ge: Vorderer Grot, Feld Dumberger, 551,33 m ü. NN; Koordinaten: 3577449 (R), 5394614 (H); 8 Horizont-Proben aus 0,9–3,7 m u. G.;
Gf: Vorderer Grot, Feld Unger, 563,82 m ü. NN; Koordinaten: 3577358 (R), 5394586 (H); 7 Horizont-Proben aus 0,4–4,2 m u. G.;
Gg: Vorderer Grot, Feld Vogel, 574,79 m ü. NN; Koordinaten: 3577276 (R), 5394551 (H); 5 Horizont-Proben aus 1,5–3,9 m u. G.

Je Horizont-Probe wurde mindestens 1 kg Sediment entnommen. Das Probenmaterial (Belegexemplare mit den Nummern SMNS 62995-63033, ausgelesene Fossilien sowie Sedimentreste) wird im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart, aufbewahrt.

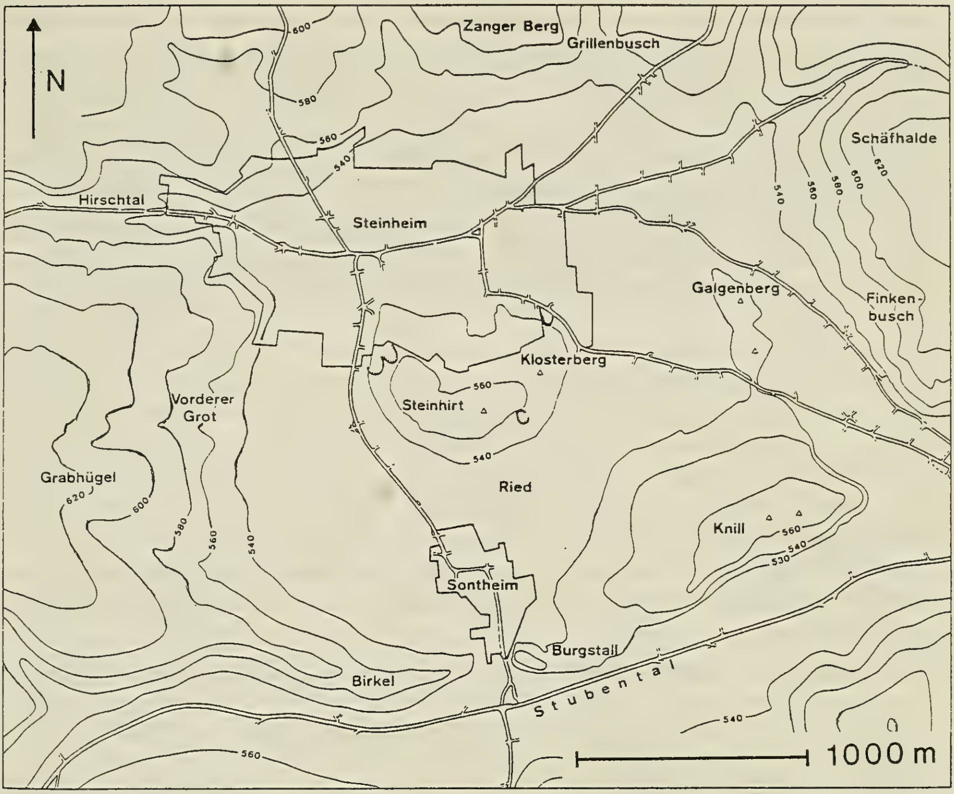

N
Zanger Berg
Grillenbusch
Schäfhalde
Hirschtal
Steinheim
Galgenberg
Finkenbusch
Klosterberg
Steinhirt
Vorderer Grot
Grabhügel
Ried
Knill
Sontheim
Burgstall
Birkel
Stubental
1000 m

Abb. 1. Geographische Karte des Steinheimer Beckens (modifiziert nach MENSINK 1984).

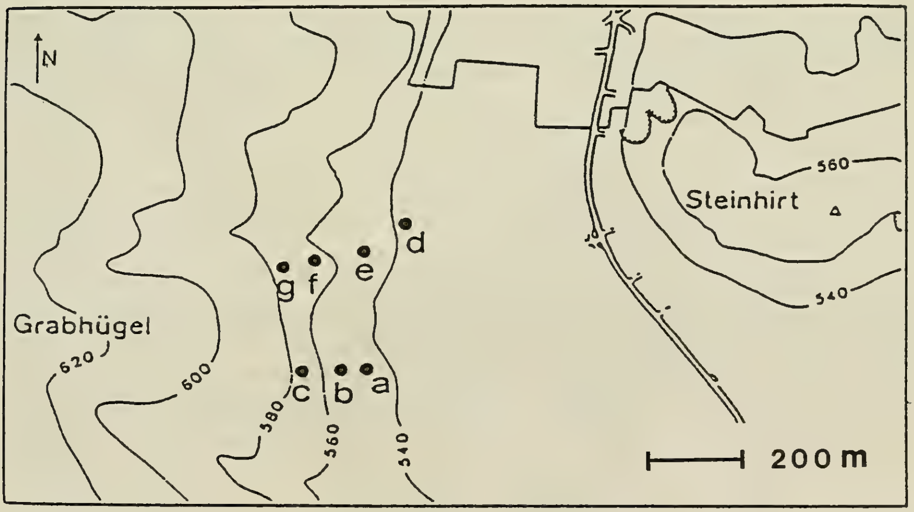

N
Steinhirt
560
540
Grabhügel
620
600
580
560
540
a
b
c
d
e
f
g
200 m

Abb. 2. Lage der Schurfe (Ausschnitt aus Abb. 1) (modifiziert nach FINGER 1996).

2.2. Methoden

Die Aufbereitung der Sedimentproben erfolgte im Staatlichen Museum für Naturkunde, Stuttgart. Das Material wurde zunächst getrocknet und anschließend mit Wasser durch Netze verschiedener Maschenweiten (0,2 mm, 0,5 mm, 2 mm) geschlämmt. Für die Bearbeitung der Gastropoden diente vornehmlich die mittlere Fraktion. Mit Ausnahme der Horizont-Proben Ge 1 bis 6 sowie Gf 1 und 2, aus denen die Gyraulen aufgrund des massenhaften Auftretens nur qualitativ selektiert wurden, fand eine quantitative Auslese der Fossilien – insbesondere der Gastropoden, Ostracoden, Vertebraten-Reste und Characeen-Oogonien – mittels des Binokulars statt.

Aus den einzelnen Horizont-Proben wurden, soweit vorhanden, jeweils mehrere Gyraulenschalen separiert. Kriterien dafür waren morphologisches Erscheinungsbild (Normaltyp, d. h. dominierende Schalenform, sowie hiervon abweichende Exemplare) und Erhaltungszustand. Um anhaftende Sedimentreste zu entfernen, wurden die Schalen 1–2 Tage in Alkohol gelegt und anschließend im Ultraschallbad so gut wie möglich gereinigt. Die Untersuchung der Gehäuse erfolgte mit dem REM; zur photographischen Dokumentation diente ein Schwarzweiß-Negativfilm.

Auf der Basis des Photomaterials wurde die Vermessung der Schalen sowie die Aufnahme der Skulpturelemente vorgenommen. Die berücksichtigten Parameter waren (Abb. 3):

Durchmesser des Gehäuses bei n Umgängen, wobei als Windungsnullpunkt die Mitte des Apex' festgelegt wurde,
Anzahl der Windungen bis zum Einsetzen von Anwachsstreifen,
Anzahl der Windungen bis zum Ende der Spiralstreifung,
Durchmesser der ersten Windung,
Breite (B) des Schalenanfangsteils (schraffierter Bereich),
Anzahl der Spiralstreifen im Schalenanfangsteil, im Bereich von 0,5–0,75 Windungen und am Ende der Streifung.

Anzumerken ist, daß nicht bei jeder Schale alle angeführten Merkmale erfaßt wurden bzw. erfaßt werden konnten. Dies ist darauf zurückzuführen, daß zum einen nicht alle 311 der mit dem REM untersuchten Gehäuse photographisch dokumen-

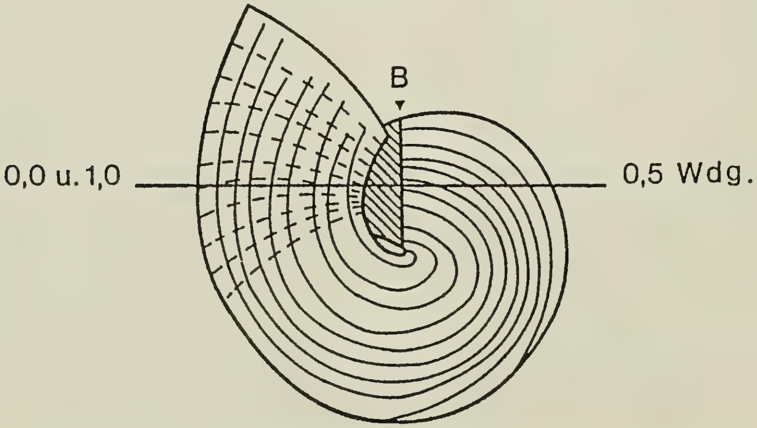


Abb. 3. Merkmale der Gyraulen-Gehäuse (modifiziert nach Riedel 1990).

tiert wurden, und zum anderen nicht alle Schalen so gut erhalten waren, daß sämtliche Kennzeichen sichtbar waren. Der Stichprobenumfang, der den Auswertungen der einzelnen Merkmale zugrunde liegt, wird bei der jeweiligen Dokumentation angegeben.

Die systematische Einstufung der Gastropoden basiert auf den Arbeiten von Sandberger (1870–75), Miller (1900), Jooss (1902, 1912, 1918), Gottschick (1911, 1919, 1919/20, 1920 a–d), 1921, 1922), Gottschick & Wenz (1916 a–c, 1919, 1921), Wenz (1922 b, 1938–44) und Zilch (1959–60). Zur ökologischen Beurteilung dienten Ložek (1963) sowie Kerney et al. (1983).

Die statistische Auswertung erfolgte mit Hilfe von Linder & Berchtold (1979), Sachs (1984) und Bortz et al. (1990).

3. Ergebnisse

3.1. Erhaltungszustand

Die Gyraulen-Schalen zeigen in der Regel eine glänzend weiße Färbung. Vereinzelt treten innerhalb desselben Horizonts auch weiße und gelblich-braune bis braun-schwarze Individuen nebeneinander auf (besonders in den Horizont-Proben Gc 3, Gc 4 und den Proben des Schurfs Gg). Im Gegensatz dazu sind die Gehäuse der Horizont-Proben Ge 1 bis 8 durchsichtig; oftmals können bei ihnen im Innenbereich ausgebildete Karbonat-Kristalle erkannt werden.

Die Schalen sind zumeist gut erhalten, haben allerdings häufig an- oder abgebrochene Mündungen. Ein Teil der Gyraulen, vor allem in der Horizont-Probe Ga 7, weist auf der Schalenoberfläche kreisrunde Löcher auf (Tafel 1, Bild A). Neben solchermaßen beschädigten Schalen finden sich in vielen Proben auch Individuen mit fast vollständig korrodierten Oberflächen, so daß Feinskulpturen nicht mehr überliefert sind (Tafel 1, Bild B).

Abweichend von der Mehrzahl der Proben stellt sich der Erhaltungszustand der Gehäuse in den Schurfen Gb und Gg: Gastropoden aus Gb liegen zu etwa 90% als durchscheinende, solche aus Gg dagegen (in vergleichbarem Umfang) als opake Steinkerne vor (Tafel 1, Bild C, D). Die aragonitischen Schalen erfuhren eine diagenetische Änderung durch Um- und Sammelkristallisation; ihre ursprüngliche Kreuzlamellenstruktur wurde dabei durch prismatisch angeordnete Aragonit-Kristalle ersetzt. Allein die Form gibt in solchen Fällen Hinweise auf die taxonomische Zugehörigkeit.

Im Gegensatz zu *G. kleini* liegen die übrigen Gastropodenschalen oft nur bruchstückhaft vor. Neben einer großen Menge an Apizes, die sich allerdings in der Regel aufgrund charakteristischer Merkmale systematisch zuordnen lassen, sind in den Proben auch Schalenreste enthalten, die nur eingeschränkte Rückschlüsse auf ihre taxonomische Zugehörigkeit erlauben. Eine Erfassung von Individuenzahlen war in diesen Fällen nicht möglich.

3.2. Gastropoden-Gruppen

Untergliedert in Gastropoden-Gruppen gibt Tab. 1 eine Übersicht über die in den einzelnen Horizont-Proben enthaltenen Individuenzahlen sowie deren relative Häufigkeiten. Während für die Gruppen „andere Wassergastropoden“, „Land-

Tab. 1. Individuenzahlen und relative Häufigkeiten der Gastropoden-Hauptgruppen.

Probe	*Gyraulus kleini*		andere Wasser-gastropoden		Land-gastropoden		unbestimm-bare Reste		Summe
	n	%	n	%	n	%	n	%	n
Ga 1	–		–		3	100	–		3
Ga 2	–		–		–		1	100	1
Ga 3	–		–		1	100	–		1
Ga 4	1	14	5	72	1	14	–		7
Ga 5	80	14	31	6	411	74	30	6	552
Ga 6	–		–		–		–		–
Ga 7	25 000 *	98	65	< 1	284	1	62	< 1	25 411 *
Gb 1	90	60	47	31	4	2	10	7	151
Gb 2	25	12	70	35	2	1	106	52	203
Gb 3	18	50	3	8	13	36	2	6	36
Gb 4	16	42	11	29	9	24	2	5	38
Gb 5	50	43	47	40	16	14	3	3	116
Gb 6	602	61	233	24	129	13	23	2	987
Gb 7	6	26	12	52	2	9	3	13	23
Gb 8	–		3	38	2	24	3	38	8
Gb 9	2	20	1	10	6	60	1	10	10
Gb 10	1	7	–		10	71	3	22	14
Gc 1	195	71	2	1	66	24	10	4	273
Gc 2	308	79	7	2	63	16	13	3	391
Gc 3	4000 *	67	129	2	1641	28	173	3	5943 *
Gc 4	4000 *	65	105	2	1818	29	228	4	6151 *
Gd 1	9	60	–		4	27	2	13	15
Gd 2	298	98	–		4	1	2	1	304
Gd 3	328	98	4	1	1	< 1	2	1	335
Gd 4	523	47	10	1	497	44	92	8	1122
Ge 1	12 000 *	94	152	1	569	5	15	< 1	12 736 *
Ge 2	10 000 *	96	135	1	341	3	10	< 1	10 486 *
Ge 3	5000 *	92	31	< 1	410	8	16	< 1	5457 *
Ge 4	1000 *	30	17	1	2200	66	98	3	3315 *
Ge 5	13 000 *	80	1734	10	1467	9	129	1	16 330 *
Ge 6	40 000 *	99	31	< 1	63	< 1	5	< 1	40 099 *
Ge 7	194	44	141	32	79	18	25	6	439
Ge 8	6500 *	69	2804	30	49	1	6	< 1	9359 *
Gf 1	5000 *	60	562	7	2649	31	170	2	8381 *
Gf 2	3000 *	27	363	3	7375	68	189	2	10 927 *
Gf 3	4650	94	133	3	155	3	14	< 1	4952
Gf 4	4000 *	61	224	3	2181	34	115	2	6520 *
Gf 5	3000 *	40	295	4	3968	53	255	3	7518 *
Gf 6	5500 *	88	112	2	567	9	51	1	6230 *
Gf 7	336	36	44	5	521	55	40	4	941
Gg 1	209	71	5	2	79	27	–		293
Gg 2	228	52	11	3	193	44	4	1	436
Gg 3	333	49	11	2	320	48	10	1	674
Gg 4	280	37	12	2	449	60	10	1	751
Gg 5	60	23	1	< 1	195	74	8	3	264
Summe	149 842 *		7603		28 817		1941		188 203 *
Ø %		80		4		15		1	

*: Schätzwerte (vgl. Text)

gastropoden“ sowie „unbestimmbare Reste“ absolute Schalenzahlen gemäß den taxonomischen Bestimmungen aufgeführt sind, enthält die Gruppe „*Gyraulus kleini*“ aufgrund des z. T. massenhaften Auftretens für einige Horizont-Proben Schätzwerte, die volumetrisch gewonnen wurden. In der Gruppe „unbestimmbare Reste“ sind diejenigen Bruchstücke bzw. Apizes zusammengefaßt, die wegen ihrer geringen Größe und/oder ihres schlechten Erhaltungszustands keiner Familie sicher zugeordnet werden konnten. Protoconch-Durchmesser sowie Habitus lassen jedoch die Vermutung zu, daß es sich bei dieser Gruppe fast ausschließlich um Überreste verschiedener Landgastropoden handelt.

Aus der Tabelle wird deutlich, daß im Durchschnitt *G. kleini* mit 80% der weitaus größte Anteil an allen Schalen zukommt. Andere Wasserschnecken sind mit 4% enthalten, Landgastropoden mit 15%. Etwa 1% der Gehäuse konnte keiner der Großgruppen zugeordnet werden.

Zwischen den einzelnen Horizont-Proben treten allerdings z. T. erhebliche Unterschiede auf. Diese beziehen sich sowohl auf die absoluten Individuenzahlen als auch auf die relativen Anteile:

G. kleini dominiert in der Mehrzahl der Horizonte. Daneben finden sich aber auch Proben, in denen dieser Art nur eine verhältnismäßig geringere Bedeutung zukommt (z. B. Ga 5 mit 14%, Ge 4 mit 30%, Gf 2 mit 27% aller Schalen).

Andere Wasserschnecken sind meist von eher untergeordneter Häufigkeit, nehmen allerdings in einigen Proben auch vergleichsweise hohe Anteile ein (z. B. alle Horizont-Proben des Schurfs Gb, Ge 5 mit 10%, Ge 7 mit 32%, Ge 8 mit 30% aller Schalen).

Gegenläufig zu *G. kleini* verhalten sich die relativen Anteile der Landgastropoden-Gehäuse. Diese dominieren z. B. in Ga 5 (mit 74%), Ge 4 (mit 66%) und Gf 2 (mit 68% aller Schalen). In den Proben Gd 4, Gf 5, Gf 7, Gg 4 und Gg 5 sind sie ebenfalls in vergleichsweise hohen Mengen enthalten.

Detaillierte Betrachtungen zu den Artenspektren werden in den Kap. 3.4. und 3.5. vorgenommen.

3.3. *Gyraulus kleini*

Morphologische Beschreibung

Die Gehäuse von *G. kleini* sind wie folgt charakterisiert (Tafel 1 bis 4):

Es handelt sich um kleine, planspiral aufgewundene Schalen. Bedingt durch die fraktionierte Siebung des Materials hat die überwiegende Mehrzahl einen Durchmesser von weniger als 2 mm, größere Exemplare entstammen der gröberen Fraktion.

Maximal sind 4 Umgänge vorhanden. Diese haben im Querschnitt rundliche Form, nehmen relativ rasch an Breite zu und zeigen dabei eher evolute Erscheinung. Die Sutur ist deutlich und tief ausgebildet.

Apikal- und Umbilikalseite sind zumeist gleich tief eingesenkt (Tafel 2, Bild A–F), nur wenige Individuen zeigen eine tendenzielle Verflachung im Bereich der Oberseite. Der Übergang zwischen Ober- und Unterseite verläuft kontinuierlich (Tafel 3).

Feine Anwachslinien auf dem Teleoconch stellen das einzige Skulpturelement (Tafel 2). Diese sind oftmals so undeutlich ausgebildet, daß das Gehäuse fast glatt erscheint.

Die Schalen sind relativ dünnwandig; die Gehäusedicke nimmt zum äußeren Mundsaum hin ab (Tafel 3).

Die Mündung ist von rundlicher Form. Normalerweise liegt der Mündungsbereich in derselben Ebene wie die restliche Schale (Tafel 3, Bild A–C), einige Exemplare lassen jedoch eine Biegung nach oben oder aber nach unten erkennen (Tafel 3, Bild D–F).

Der Protoconch weist deutliche Spiralstreifung auf (Tafel 4). Die Streifen, die in Zickzack-Linien verlaufen, setzen sich aus kettenförmig aneinandergereihten Knötchen zusammen. Die Abstände einzelner Streifen voneinander variieren leicht: Während meist etwa gleich große Zwischenräume auftreten, liegen einige Streifen paarweise auch relativ eng nebeneinander (Tafel 4, Bild D).

Sehr vereinzelt – insgesamt 3 Individuen – fanden sich unter den aussortierten Gehäusen auch skalaride Formen (Tafel 1, Bild E–F).

Teleoconch

Durchmesser und Windungsanzahl von Gyraulen unterschiedlicher Wachstumsstadien wurden an 116 Schalen ermittelt. Danach beläuft sich der Durchmesser der ersten Windung auf 0,2 mm. Im Zuge des Wachstums zeigt *G. kleini* bei Erreichen der 2. Windung einen Durchmesser von 0,9 mm (Zuwachs um 0,35 mm/0,5 Windungen), bei 2,5 Windungen beträgt dieser 1,3 mm und bei 3 Windungen 1,7 mm (Zuwachs um jeweils 0,4 mm/0,5 Windungen), bei 3,5 Windungen 2,5 mm und bei knapp 4 Windungen ist die Schale durchschnittlich 3,3 mm breit (Zuwachs um jeweils 0,8 mm/0,5 Windungen). Der Durchmesser der größten Schale liegt bei 4,2 mm.

Abgrenzung von Proto- und Teleoconch

Das Ende der Embryonal-Phase dokumentiert sich auf Gastropoden-Schalen zumeist durch Einsetzen einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Anwachsstreifung bei gleichzeitigem Auslaufen embryonaler Skulpturelemente. Da bei den bearbeiteten Gyraulen ein derartiger Skulpturwechsel häufig nicht an gleicher Position auf der Schale zu beobachten ist, wurden in der Untersuchung beide Parameter erfaßt, um eine metrische Abgrenzung zwischen Proto- und Teleoconch vornehmen zu können.

Die Vermessung von 199 Schalen ergab, daß erste Anwachsstreifen im Durchschnitt ab 0,94 Windungen (Spanne: 0,4–1,2 Windungen) auftreten; die Standardabweichung beläuft sich auf ± 0,20 Windungen. Die Verteilung der Meßwerte geht aus Abb. 4 hervor; der erfaßte Parameter ist nicht normalverteilt.

Untersuchungen von 196 Schalen bezüglich der embryonalen Spiralstreifung zeigten, daß diese im Mittel 1,14 Windungen (Spanne: 0,9–2,0 Windungen) umfaßt; die Standardabweichung liegt bei ± 0,18 Windungen. Die Verteilung der Meßwerte geht aus Abb. 5 hervor; auch hier liegt keine Normalverteilung vor.

Ein Vergleich der beiden Merkmale ergibt, daß Anwachsstreifung im Durchschnitt 0,2 Windungen vor Auslaufen embryonaler Skulpturelemente einsetzt. Das Datenmaterial läßt somit keine eindeutige Aussage über den windungsbezogenen Schlüpfzeitpunkt zu. Allerdings bestehen Unterschiede in der sicheren Erfassung dieser Kennzeichen: Während das Ende jeglicher Spiralelemente auf der Schalenoberfläche exakt festgestellt werden kann, ist die Bestimmung des Beginns erster

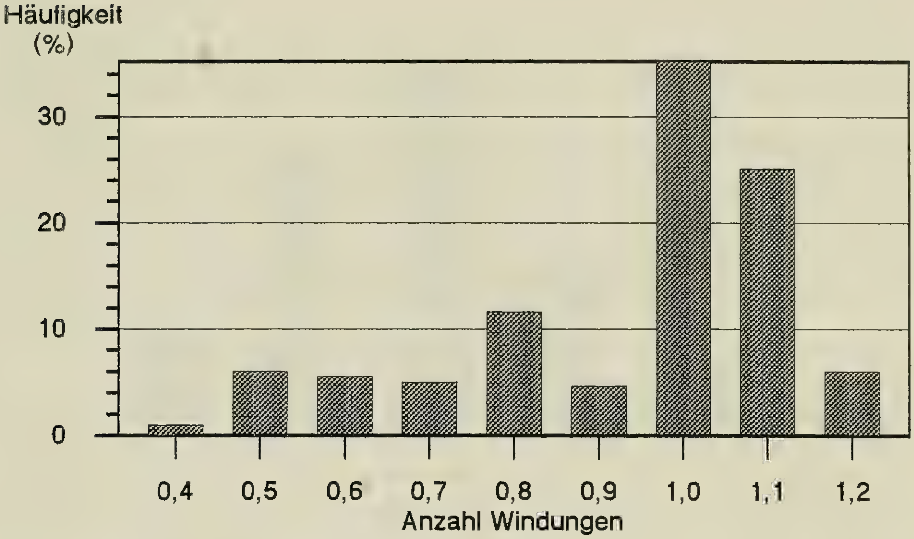


Abb. 4. Einsetzen der Anwachsstreifung auf Gehäusen von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

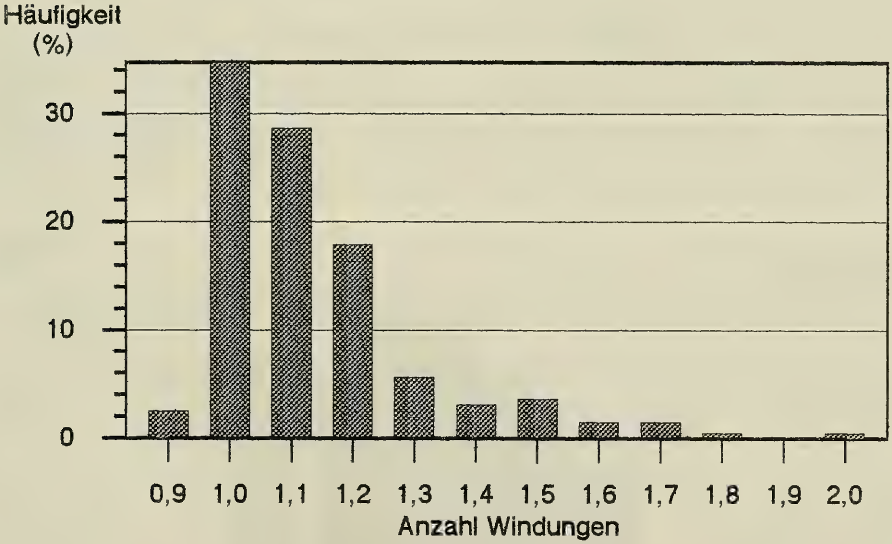


Abb. 5. Auslaufen embryonaler Spiralstreifen auf Gehäusen von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

Anwachszonen in einigen Fällen eher problematisch, da auch Schalenkrümmungen ähnlichen Habitus zeigen können. Deshalb wird im Rahmen dieser Arbeit definiert, daß das Ende der Spiralstreifung den Abschluß der embryonalen Lebensphase anzeigt; der Protoconch von *G. kleini* umfaßt demnach 1,14 Windungen.

Protoconch

Der Schalen-Durchmesser der ersten Windung, welcher gemäß obiger Arbeitsdefinition in etwa dem Durchmesser des Protoconchs entspricht, wurde an 101 Gehäusen erfaßt. Der Mittelwert berechnet sich auf 234,1 µm (Spanne: 170–325 µm), die Standardabweichung liegt bei ± 31,3 µm. Abb. 6 gibt die Verteilung der Meßwerte, die in 8 Größenklassen eingestuft wurden, wieder; es kann eine Normalverteilung angenommen werden ($\chi^2_{\text{ber.}} = 8{,}29$; $\chi^2_{6;0{,}05} = 12{,}59$).

Die Vermessung der Breite des Schalenanfangsteils von 88 Gyraulen ergab einen Durchschnittswert von 80,8 µm (Spanne: 60–110 µm) bei einer Standardabweichung von ± 11,0 µm. Abb. 7 gibt die Verteilung der Meßwerte, die in 6 Größenklassen eingestuft wurden, wieder; es kann auch hierbei eine Normalverteilung angenommen werden ($\chi^2_{\text{ber.}} = 6{,}85$, $\chi^2_{4;0{,}05} = 9{,}49$).

Auszählungen der embryonalen Skulpturelemente erfolgten an drei Bereichen des Protoconchs (Tab. 2). Die Ergebnisse zeigen, daß der Mittelwert des zweiten Meßbereichs höher liegt als der der jeweils benachbarten Schalenzonen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß einerseits bei Schalenbeginn nicht immer alle Streifen deutlich ausgeprägt sind, andererseits nicht alle Spiralelemente gleichmäßig bis zum Ende durchhalten. Die zwischen 0,5 und 0,75 Windungen ausgezählte Anzahl von durchschnittlich 8,4 Streifen ist daher als charakteristisch anzusehen. Eine Verteilung der Meßwerte geht aus Abb. 8 hervor; der χ^2-Test läßt eine Normalverteilung annehmen ($\chi^2_{\text{ber.}} = 7{,}60$; $\chi^2_{5;0{,}05} = 11{,}07$).

Die Berechnung einer Einfachen Varianzanalyse ergab für F einen Wert von 1,25, der Tabellenwert beträgt 1,56 (23; 220; 0,05). Mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0{,}05$ muß man annehmen, daß keiner der Horizonte Gyraulen-Schalen mit signifikant vom Gesamtmittelwert abweichenden Anzahlen an Spiralstreifen enthält.

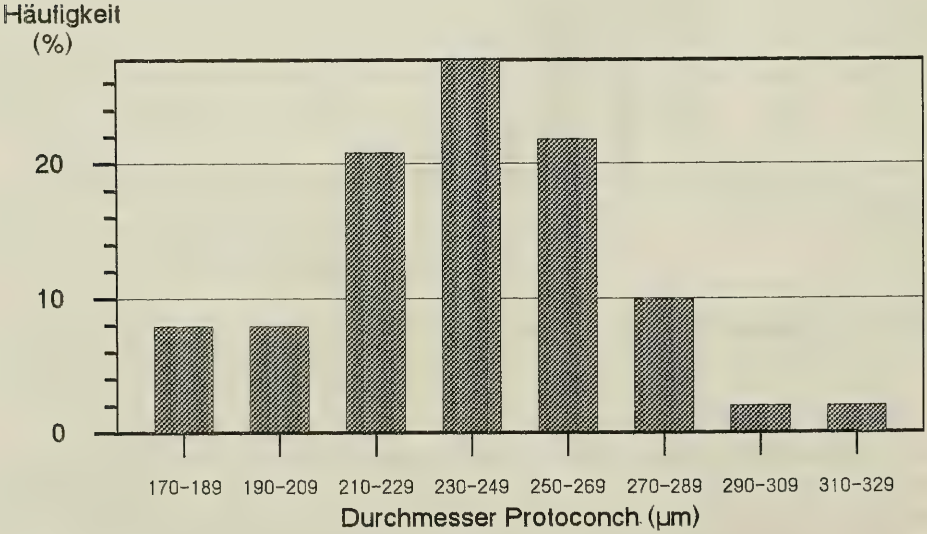


Abb. 6. Durchmesser des Protoconchs von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

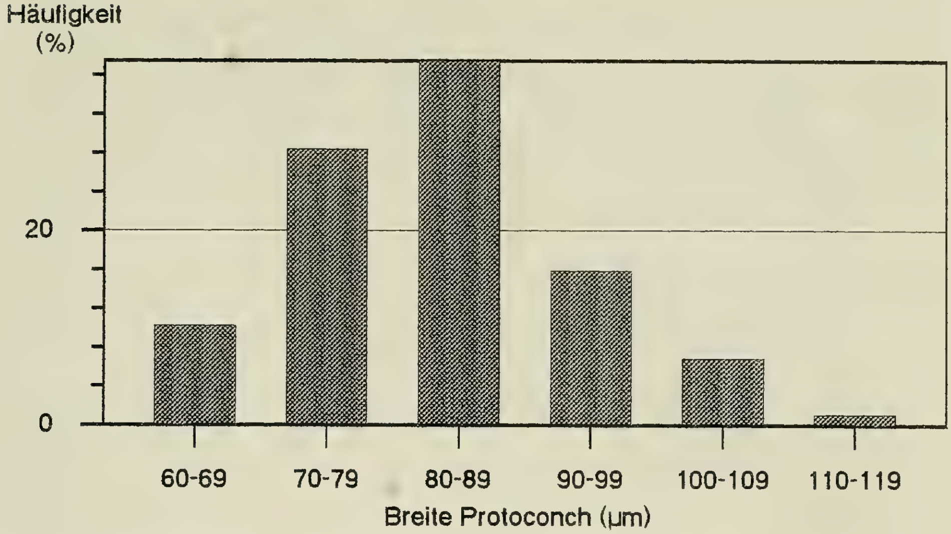


Abb. 7. Breite des Protoconchs von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

Tab. 2. Anzahl der embryonalen Spiralstreifen an drei Meßbereichen des Protoconchs von *G. kleini*.

	Anzahl Spiralstreifen bei		
	Schalenbeginn	0,5–0,75 Windungen	Streifenende
Mittelwert	7,96	8,41	8,19
Spanne	5–12	6–12	4–12
Standardabweichung	± 1,25	± 1,40	± 1,38
Anzahl Meßwerte	167	225	168

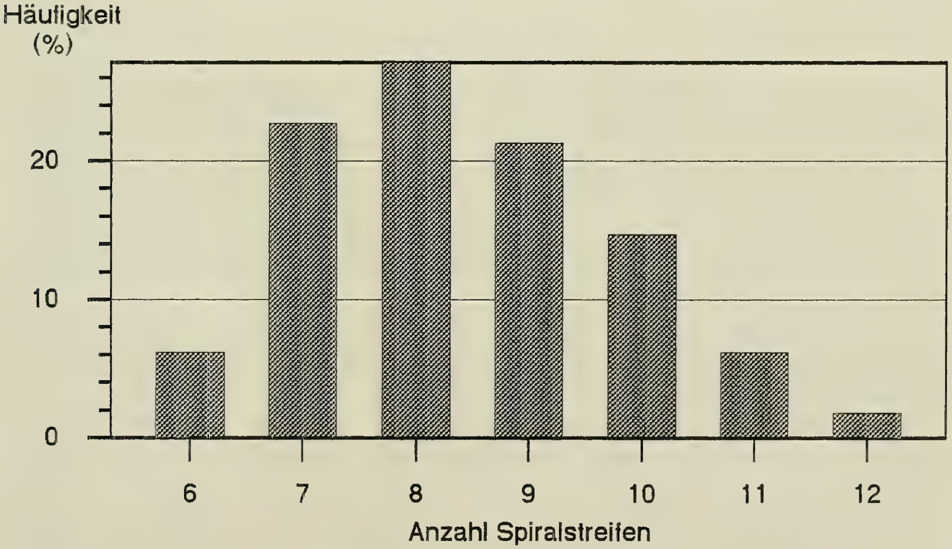


Abb. 8. Anzahl embryonaler Spiralstreifen (Meßbereich 0,5–0,75 Windungen) auf Gehäusen von *G. kleini* (Häufigkeitsdiagramm).

3.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich

Neben *G. kleini* wurden in den Proben die nachstehend aufgelisteten Wassergastropoden gefunden:

Fam. Acroloxidae:
    Acroloxus sp.
Fam. Ancylidae:
    Ancylus deperditus Desmarest 1814
Fam. Bithyniidae:
    Bithynia sp. (fraglich, da nur durch Operkula vertreten)
Fam. Hydrobiidae:
    Hydrobia subventrosa Gottschick 1921
    Pseudamnicola pseudoglobulus (d'Orbigny 1852)
Fam. Lymnaeidae:
    Lymnaea armaniacensis Noulet 1846
    Lymnaea dilatata Noulet 1845
Fam. Micromelaniidae:
    Caspia steinheimensis Gottschick 1921
Fam. Physidae:
    Aplexa sp.
Fam. Planorbidae:
    Gyrorbis hilgendorfi (O. Fraas 1868)
    Gyrorbis septemgyratiformis (Gottschick 1911)
    Hippeutis fasciata Gottschick 1920
    Planorbarius cornus (Brogniart 1810)
    Segmentina larteti (Noulet 1854).

Von den in der Literatur (vgl. Kap. 2.2.) für die *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens angeführten 16 limnischen Gastropoden wurden im bearbeiteten Material 14 Taxa sicher nachgewiesen. Bei *Bithynia* sp. ist die Bestimmung aufgrund der ungenügenden Überlieferung fraglich; eine Planorbide, *Hippeutis subfontanus*, war in den Proben nicht enthalten.

Artenspektren

Die in den einzelnen Horizont-Proben ermittelten Artenspektren gehen aus Tab. 3 hervor. In den Ablagerungen treten – neben *G. kleini* – insbesondere *Pseudamnicola pseudoglobulus* mit 68% sowie *Lymnaea dilatata* mit 21% der Schalen auf; die beiden Arten nehmen folglich 89% der übrigen Wasserschnecken ein, während sich die verbleibenden 12 Taxa auf 11% der übrigen Wassergastropoden verteilen.

Die Aufstellung läßt jedoch z.T. bemerkenswerte Unterschiede zwischen den Schurfen erkennen (der Schurf Gd bleibt hierbei aufgrund sehr geringer Individuenzahlen unberücksichtigt):

Pseudamnicola pseudoglobulus (Tafel 5, Bild D–E) stellt die dominante Art in Ga (tlw.), Gb sowie Ge (tlw.) und ist ferner im Schurf Gc relativ regelmäßig vertreten. Dagegen ist die Art selten in Gf und Gg.

Lymnaeiden (Tafel 5, Bild A–C) weisen die höchsten Anteile in Ga (tlw.), Gc, Ge (tlw.), Gf und Gg auf. Im Schurf Gb wurden sie nicht gefunden.

Planorbidae: Abgesehen von *Planorbarius* (Tafel 7, Bild D–F), der in allen Schurfen mit Ausnahme von Gb auftritt, sowie von *Segmentina* (Tafel 7, Bild A–C), die in einigen Horizont-Proben von Ge, Gf und Gg enthalten ist, sind die übrigen Planorbiden, *Gyrorbis hilgendorfi* (Tafel 6, Bild A–C), *Gyrorbis septemgyratiformis* (Tafel 6, Bild D–F) und *Hippeutis fasciata* (Tafel 6, Bild G–I), auf den Schurf Gf be-

Tab. 3. Limnische Gastropoden: Individuenzahlen und Häufigkeiten in den Horizont-Proben.

Probe	*Acroloxus* sp.		*Ancylus deperd.*		*Bithynia* sp.		*Hydrobia subventr.*		*Pseudamnicola pseud.*		*Lymnaea arman.*		*Lymnaea dilatata*	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 2	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 3	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 4	–		–		–		–		5	100	–		–	
Ga 5	–		–		–		–		18	58	–		13	42
Ga 6	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 7	–		–		–		–		10	15	1	1	53	82
Gb 1	–		–		–		–		47	100	–		–	
Gb 2	–		–		–		–		70	100	–		–	
Gb 3	–		–		–		–		3	100	–		–	
Gb 4	–		–		–		–		11	100	–		–	
Gb 5	–		–		–		–		47	100	–		–	
Gb 6	–		–		–		–		233	100	–		–	
Gb 7	–		–		–		–		12	100	–		–	
Gb 8	–		–		–		–		3	100	–		–	
Gb 9	–		–		–		–		1	100	–		–	
Gb 10	–		–		–		–		–		–		–	
Gc 1	–		–		–		–		–		–		2	100
Gc 2	–		–		–		–		1	14	–		6	86
Gc 3	–		–		–		7	5	17	13	5	4	99	77
Gc 4	–		–		–		1	1	11	10	3	3	89	85
Gd 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 2	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 3	–		–		–		–		2	50	–		2	50
Gd 4	–		–		–		–		–		–		8	80
Ge 1	–		–		–		–		2	1	11	7	133	88
Ge 2	–		–		–		1	1	6	5	3	2	108	80
Ge 3	–		–		–		–		14	45	–		17	55
Ge 4	–		–		–		4	24	7	41	–		6	35
Ge 5	–		–		–		59	3	1629	94	1	< 1	45	3
Ge 6	–		–		–		1	3	5	16	–		23	74
Ge 7	–		–		–		–		140	99	–		1	1
Ge 8	–		–		1	< 1	–		2785	99	–		18	1
Gf 1	–		2	< 1	315	56	–		81	14	9	2	140	25
Gf 2	1	< 1	1	< 1	19	5	1	< 1	–		15	4	214	59
Gf 3	–		–		–		20	15	–		2	1	106	80
Gf 4	–		2	1	17	8	25	11	1	< 1	8	3	156	70
Gf 5	–		–		27	9	40	14	–		17	6	196	66
Gf 6	–		–		–		–		–		2	2	102	91
Gf 7	–		–		4	9	–		–		–		36	82
Gg 1	–		–		–		–		–		–		4	80
Gg 2	–		–		1	9	2	18	–		–		6	55
Gg 3	–		–		–		–		1	9	–		5	46
Gg 4	–		–		1	8	–		–		–		9	76
Gg 5	–		–		–		–		–		–		1	100
Summe	1		5		385		161		5162		77		1598	
Ø %		< 1		< 1		5		2		68		1		21

Tab. 3. (Fortsetzung.)

Probe	*Caspia steinh.*		*Aplexa* sp.		*Gyrorbis hilgend.*		*Gyrorbis septemg.*		*Hippeutis fasciata*		*Segmentina larteti*		*Planorbarius cornus*	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 2	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 3	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 4	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 5	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 6	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 7	–		–		–		–		–		–		1	2
Gb 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 2	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 3	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 4	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 5	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 6	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 7	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 8	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 9	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 10	–		–		–		–		–		–		–	
Gc 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gc 2	–		–		–		–		–		–		–	
Gc 3	–		–		–		–		–		–		1	1
Gc 4	–		–		–		–		–		–		1	1
Gd 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 2	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 3	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 4	–		–		–		–		–		–		2	20
Ge 1	–		–		–		–		–		3	2	3	2
Ge 2	–		–		–		–		–		7	5	10	7
Ge 3	–		–		–		–		–		–		–	
Ge 4	–		–		–		–		–		–		–	
Ge 5	–		–		–		–		–		–		–	
Ge 6	–		–		–		–		–		–		2	7
Ge 7	–		–		–		–		–		–		–	
Ge 8	–		–		–		–		–		–		–	
Gf 1	–		–		3	1	6	1	2	< 1	–		4	1
Gf 2	–		–		36	10	49	13	7	2	10	3	10	3
Gf 3	3	2	–		–		–		–		–		2	2
Gf 4	4	2	–		2	1	–		6	3	1	< 1	2	1
Gf 5	2	1	–		3	1	1	< 1	9	3	–		–	
Gf 6	–		1	1	5	4	–		–		–		2	2
Gf 7	–		–		–		–		–		–		4	9
Gg 1	–		–		–		–		–		–		1	20
Gg 2	–		–		–		–		–		–		2	18
Gg 3	–		–		–		–		–		1	9	4	36
Gg 4	–		–		–		–		–		1	8	1	8
Gg 5	–		–		–		–		–		–		–	
Summe	9		1		49		56		24		23		52	
Ø %		< 1		< 1		1		1		< 1		< 1		1

schränkt. Mit Ausnahme der Horizont-Probe Gf 2, in welcher die seltenen Planorbiden 31% der limnischen Gastropoden (ohne *Gyraulus kleini*!) umfassen, sind sie jedoch auch innerhalb dieser Proben-Serie nur sehr vereinzelt vertreten.

Die übrigen seltenen Arten konzentrieren sich ebenfalls im Schurf Gf. *Acroloxus* (1 Gehäuserest, ohne Abb.), *Ancylus* (5 Gehäuse, Tafel 5, Bild H), *Caspia* (9 Gehäuse, Tafel 5, Bild I) und *Aplexa* (1 Gehäuserest, ohne Abb.) sind ausschließlich in den hierzu gehörenden Horizont-Proben enthalten, *Hydrobia* (Tafel 5, Bild F) sowie *Bithynia* (Tafel 5, Bild G) dagegen finden sich außerdem in den Schurfen Gc, Ge und Gg.

Artenzahlen und Diversität

Um zu überprüfen, ob zwischen einzelnen Horizont-Proben und/oder Schurfen statistisch absicherbare Unterschiede in den Artenzahlen bestehen, die eventuell eine Aussage über stratigraphische Abfolgen bzw. eine Korrelation der Schurfe miteinander ermöglichen würden, wurden zunächst die innerhalb der Stichproben gefundenen Werte (unter Einbeziehung von *G. kleini*!) ermittelt (Tab. 4).

Tab. 4. Limnische Gastropoden: Artenzahlen (schurf-bezogen).

Schurf	Artenzahl (alle Horizont-Proben)	Artenzahl (Durchschnitt pro Horizont-Probe)
Ga	5	1,4
Gb	2	1,8
Gc	6	4,3
Gd	4	2,0
Ge	8	4,6
Gf	15	8,4
Gg	7	4,0

Eine Analyse der Daten im H-Test von KRUSKAL und WALLIS ergab, daß sich mindestens einer der Schurfe von den anderen signifikant unterscheidet ($H_{ber.} = 29{,}36$; $\chi^2_{6;0,01} = 22{,}46$). Einzelwertvergleiche der Artenzahlen belegten zwischen den Schurfen Ga und Gf sowie Gb und Gf signifikante Abweichungen im Spektrum der limnischen Gastropoden (bei $P = 5\%$; $|R_{Ga} - R_{Gf}| = 28{,}35 > 24{,}91$; $|R_{Gb} - R_{Gf}| = 27{,}21 > 22{,}96$); die übrigen Werte zeigten keine signifikanten Differenzen.

Durch die Ermittlung von Diversitäts- und Evenness-Indizes wurde untersucht, ob einzelne Horizont-Proben ökologisch – und damit u. U. auch stratigraphisch – vergleichbar sind. Der Beurteilung zugrunde liegen der Diversitäts-Index H_S nach SHANNON-WIENER (SHANNON & WEAVER 1963) sowie der Evenness-Index E nach HEIP (1974) und HEIP & ENGELS (1974), welcher Aufschluß über die Dominanzverhältnisse gibt. Tendenziell liegen im Schurf Gf die höchsten, im Schurf Gb dagegen die niedrigsten Diversitäten vor, generell jedoch zeigt H_S – mit Werten meist $< 0{,}4$ – eher geringe Artenmannigfaltigkeit an. Letzteres ist bedingt durch hohe Unterschiede in den relativen Häufigkeiten, was sich auch in den sehr niedrigen, überwiegend nahe Null betragenden Werten der Evenness-Indizes widerspiegelt (vgl. FINGER 1996; vgl. hierzu auch SANDERS 1968). Eine Aussage über stratigraphische Gleichwertigkeit einzelner Schurfe bzw. Horizonte ist nicht möglich.

3.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich

Folgende Auflistung gibt einen Überblick über die in den Proben nachgewiesenen terrestrischen Taxa:

- Fam. Carychiidae:
    - *Carychium suevicum* Böttger 1877
    - *Carychium* spp.
- Fam. Chondrinidae:
    - *Gastrocopta acuminata* (v. Klein 1846)
    - *Gastrocopta nouletiana* (Dupuy 1850)
    - *Gastrocopta suevica* (Sandberger 1874)
    - *Granaria schuebleri* (v. Klein 1846)
- Fam. Clausiliidae:
    - *Pseudidyla* sp. (fragliche Bruchstücke)
    - Clausilien-Apizes
- Fam. Cochlicopidae:
    - *Azeka tridentiformis* Gottschick 1911
    - *Cochlicopa subrimata* (Reuss 1852)
- Fam. Endodontidae:
    - *Discus costatus* (Gottschick 1911)
    - *Punctum propygmaeum parvulum* Gottschick 1920
- Fam. Ferussaciidae:
    - *Cecilioides aciculella* (v. Klein 1853)
- Fam. Helicidae:
    - *Cepaea* sp. (Bruchstücke)
    - *Dinarica* sp. (Bruchstücke)
    - *Leucochroopsis kleini* (v. Klein 1846)
    - *Klikia coarctata* (v. Klein 1853)
- Fam. Limacidae:
    - *Limax* sp.
- Fam. Milacidae:
    - *Milax* sp.
- Fam. Pupillidae:
    - *Pupilla iratiana* (Dupuy 1850)
    - *Pupilla steinheimensis* (Miller 1900)
    - *Pupilla submuscorum* Gottschick & Wenz 1919
- Fam. Succineidae:
    - *Succinea minima* v. Klein 1853
- Fam. Valloniidae:
    - *Vallonia lepida* Reuss 1852
    - *Vallonia subcyclophorella* Gottschick 1911
    - *Strobilops joossi* (Gottschick 1911)
- Fam. Vertiginidae:
    - *Isthmia lentilii* (Miller 1900)
    - *Vertigo angulifera* Böttger 1884
    - *Vertigo callosa* (Reuss 1849)
    - *Vertigo protracta suevica* Gottschick & Wenz 1919
- Fam. Vitrinidae:
    - *Vitrina* sp.
- Fam. Zonitidae:
    - *Aegopinella subnitens* (v. Klein 1853)
    - *(Archaeo)zonites* sp. (Bruchstücke).

Von den in der Literatur (vgl. Kap. 2.2.) angeführten 43 terrestrischen Gastropoden, die bislang in den *kleini*-Schichten nachgewiesen wurden, konnten 30 Taxa bestätigt werden. Nicht in den Proben enthalten waren Acmeidae, Arionidae, *Tryptichia suturalis* (falls nicht nur als Apizes vorhanden), *Helicodonta involuta*, Oleacinidae, *Lauria gottschicki, Pupilla perlabiata*, Subulinidae, *Vallonia subpulchella, Aegopinella circumscisa, Janulus gottschicki* und *Vitrea procrystallina*. Dagegen trat *Pupilla steinheimensis*, die bislang nur in stratigraphisch höher liegenden Ablagerungen enthalten war, in einigen Horizont-Proben des Untersuchungsmaterials auf.

Allgemeine Beschreibungen der genannten Mollusken sind der Literatur zu entnehmen; erwähnt werden im folgenden nur Beobachtungen, die von früheren abweichen bzw. diese ergänzen:

Gastrocopta nouletiana: Zusätzlich zu der für Steinheimer Formen beschriebenen Bezahnung (2 Parietal-, 1 Columellar-, 1 Basal-, 3 bis 2 Palatalfalten; Tafel 8, Bild A, B) treten – vornehmlich im Schurf Gf – auch Gehäuse auf, die einen gespaltenen bzw. deutlich zweigeteilten Basalzahn führen (ohne Abb.). Ferner existieren Schalen mit 4 Palatalfalten (Tafel 8, Bild C).

Gastrocopta suevica: Auch bei dieser Art differiert die Bezahnung stärker als bislang beschrieben: Neben dem Normaltyp (2 Parietal-, 1 Columellar-, 1 Basal-, 3 bis 2 Palatalfalten; Tafel 8, Bild D, E) finden sich in den Horizont-Proben Gf 2 und Gf 4 vereinzelt auch Individuen mit 4 Palatalfalten (Tafel 8, Bild F).

Carychium spp.: Die enthaltenen Carychien sind überwiegend eindeutig *C. suevicum* zuzuordnen (Tafel 10, Bild B–C). Neben dieser Gruppe treten jedoch auch Gehäuse mit entweder wesentlich bauchigerer oder aber schlankerer Ausbildung auf (Tafel 10, Bild A). Ohne morphometrische Datenreihen kann nicht entschieden werden, ob die vom Normaltyp abweichenden Schalen ebenfalls zu *C. suevicum* zählen und damit eine recht hohe Variationsbreite der Formen innerhalb dieser Art belegen, oder ob verschiedene Carychien-Arten vorliegen. Letzteres scheint allerdings auf die schmalere Form zuzutreffen, da diese ferner wesentlich schwächere Berippung aufweist.

Artenspektren

Vergleichbar den Artenspektren der limnischen Gastropoden sind in den Horizont-Proben ebenso unterschiedliche Zusammensetzungen der Landschnecken-Fauna feststellbar (Tab. 5). Bedingt durch den z. T. deutlich schlechteren Erhaltungszustand konnten jedoch nicht alle Gehäuse eindeutig systematisch zugeordnet werden, so daß Apizes, die zu den Familien Chondrinidae, Pupillidae und Vertiginidae gehören, in einer Gruppe zusammengefaßt wurden. Ausgenommen hiervon sind Bruchstücke von *Granaria schuebleri* (Tafel 8, Bild H–I) und *Pupilla steinheimensis* (Tafel 12, Bild C), die aufgrund charakteristischer Merkmale sicher einzuordnen waren. In die Tabelle ist darüber hinaus die Gruppe „unbestimmbare Reste" (vgl. Tab. 1) aufgenommen, bei der es sich sehr wahrscheinlich um Bruchstücke von Landgastropoden handelt.

Bezogen auf die einzelnen Taxa ist festzuhalten:

Chondrinidae: Chondriniden (Tafel 8) weisen mit 33% den höchsten Anteil an den enthaltenen Landschnecken auf; sie sind in fast allen Proben vertreten. Als dominante Art ist *Granaria schuebleri* mit 29% der bestimmbaren terrestrischen Gastropoden hervorzuheben.

Vertiginidae: Vertiginiden (Tafel 9) sind seltener in den Proben nachweisbar (5% der bestimmbaren terrestrischen Gastropoden); die häufigste Art ist *Vertigo angulifera*.

Chondrinidae, Pupillidae, Vertiginidae: Unter Einbeziehung der systematisch

Tab. 5. Terrestrische Gastropoden: Individuenzahlen und Häufigkeiten in den Horizont-Proben.

Probe	*Gastroc. acumin.*		*Gastroc. noulet.*		*Gastroc. suevica*		*Granaria schuebleri*		*Pupilla iratiana*		*Pupilla steinh.*		*Pupilla subm.*		*Isthmia lentilii*	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	–		–		–		2	67	–		–		–		–	
Ga 2	–		–		–		–		–		–		–		–	
Ga 3	–		–		–		1	100	–		–		–		–	
Ga 4	–		–		–		1	100	–		–		–		–	
Ga 5	–		13	4	8	2	50	11	–		–		–		1	< 1
Ga 6	–		–		–		–		–		–		–		–	
Ga 7	–		2	1	12	3	150	43	–		1	< 1	–		–	
Gb 1	–		–		–		3	21	–		–		–		–	
Gb 2	–		–		–		1	1	–		–		–		–	
Gb 3	–		–		–		11	74	–		–		–		–	
Gb 4	–		–		–		9	82	–		–		–		–	
Gb 5	–		–		–		16	84	–		–		–		–	
Gb 6	–		–		–		122	80	–		–		–		–	
Gb 7	–		–		–		1	20	–		–		–		–	
Gb 8	–		–		–		2	40	–		–		–		–	
Gb 9	–		–		–		4	57	–		–		–		–	
Gb 10	–		–		–		10	77	–		–		–		–	
Gc 1	–		–		1	1	46	61	–		–		–		–	
Gc 2	–		1	1	1	1	35	47	–		–		–		–	
Gc 3	–		24	1	70	4	868	48	–		18	1	–		10	1
Gc 4	1	< 1	23	1	65	3	1090	53	–		–		–		11	1
Gd 1	–		–		–		3	50	–		–		–		–	
Gd 2	–		–		–		3	50	–		–		–		–	
Gd 3	–		–		–		1	33	–		–		–		–	
Gd 4	–		–		–		480	81	–		–		–		–	
Ge 1	–		1	< 1	7	1	95	16	–		–		–		7	1
Ge 2	–		–		3	1	27	7	–		–		–		8	2
Ge 3	–		–		–		374	88	–		–		–		–	
Ge 4	–		–		–		1994	87	–		–		–		1	< 1
Ge 5	–		–		5	< 1	1301	82	–		–		–		–	
Ge 6	–		1	1	1	1	42	62	–		–		–		–	
Ge 7	–		1	1	–		63	60	–		–		–		–	
Ge 8	–		–		–		27	49	–		–		–		–	
Gf 1	3	< 1	37	1	20	1	190	7	–		–		6	< 1	–	
Gf 2	54	1	530	7	96	1	29	< 1	2	< 1	–		18	< 1	–	
Gf 3	–		2	1	–		6	3	–		–		–		–	
Gf 4	5	< 1	45	2	13	1	115	5	–		–		–		1	< 1
Gf 5	6	< 1	235	6	44	1	275	7	–		–		–		–	
Gf 6	–		3	< 1	3	< 1	37	6	–		–		–		–	
Gf 7	–		–		1	< 1	359	64	–		–		–		–	
Gg 1	–		–		–		29	37	–		–		–		–	
Gg 2	–		–		–		104	53	–		–		–		–	
Gg 3	–		–		–		139	42	–		–		–		–	
Gg 4	–		–		–		235	51	–		–		–		–	
Gg 5	–		–		–		134	66	–		–		–		–	
Summe	69		918		350		8484		2		19		24		39	
%*		< 1		3		1		29		< 1		< 1		< 1		< 1

*: % der bestimmbaren Taxa

Tab. 5. (Fortsetzung 1)

Probe	*Vertigo angulif.*		*Vertigo callosa*		*Vertigo protr.*		Chondr., Pupill., Vertigin.		Clausiliidae		*Azeka trident.*		*Cochlicopa s.*		*Carychium* spp.	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	–		–		–		1	33	–		–		–		–	
Ga 2	–		–		–		–		–		–		–		–	
Ga 3	–		–		–		–		–		–		–		–	
Ga 4	–		–		–		–		–		–		–		–	
Ga 5	6	1	1	< 1	–		214	49	–		–		–		55	12
Ga 6	–		–		–		–		–		–		–		–	
Ga 7	2	1	2	1	1	< 1	68	20	1	< 1	–		–		15	4
Gb 1	–		–		–		1	7	–		–		–		–	
Gb 2	–		–		–		1	1	–		–		–		–	
Gb 3	–		–		–		2	13	–		–		–		–	
Gb 4	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gb 5	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gb 6	–		–		–		7	5	–		–		–		–	
Gb 7	–		–		–		1	20	–		–		–		–	
Gb 8	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gb 9	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gb 10	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gc 1	1	1	–		–		12	16	x		–		–		2	3
Gc 2	1	1	–		–		19	25	–		–		–		2	3
Gc 3	6	< 1	7	< 1	2	< 1	503	28	x		–		–		35	2
Gc 4	6	< 1	11	1	2	< 1	442	22	x		–		–		73	4
Gd 1	–		–		–		x		–		–		–		1	17
Gd 2	–		–		–		1	17	–		–		–		–	
Gd 3	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gd 4	–		–		–		6	1	–		–		–		10	2
Ge 1	11	2	1	< 1	–		247	42	16	3	–		–		160	27
Ge 2	4	1	1	< 1	–		147	42	4	1	2	1	–		119	34
Ge 3	–		–		–		19	4	–		–		–		11	3
Ge 4	9	< 1	–		–		93	4	1	< 1	–		–		57	2
Ge 5	3	< 1	–		–		45	3	–		–		–		75	5
Ge 6	–		–		–		2	3	–		–		–		15	22
Ge 7	–		1	1	–		6	6	–		–		–		–	
Ge 8	–		–		–		–		–		–		–		–	
Gf 1	99	4	31	1	11	< 1	990	35	3	< 1	130	5	1	< 1	591	21
Gf 2	753	10	119	2	33	< 1	1190	16	2	< 1	178	2	1	< 1	3331	44
Gf 3	2	1	1	1	–		33	20	1	1	39	23	–		31	18
Gf 4	38	2	5	< 1	–		767	33	1	< 1	519	23	–		324	14
Gf 5	134	3	16	< 1	5	< 1	1398	33	1	< 1	664	16	–		645	15
Gf 6	2	< 1	2	< 1	–		90	15	14	2	145	23	–		51	8
Gf 7	–		–		–		17	3	13	2	52	9	–		17	3
Gg 1	–		–		–		17	21	–		4	5	–		2	3
Gg 2	–		–		–		34	17	2	1	2	1	–		17	9
Gg 3	–		–		–		72	22	1	< 1	2	1	–		22	7
Gg 4	–		–		–		130	28	2	< 1	–		–		48	10
Gg 5	–		–		–		53	26	1	< 1	1	< 1	–		1	< 1
Summe	1077		198		54		6628		63		1738		2		5710	
%*		4		1		< 1		23		< 1		6		< 1		20

*: % der bestimmbaren Taxa; x: Bruchstücke

Tab. 5. (Fortsetzung 2)

Probe	*Discus costatus*		*Punctum propyg.*		*Cecilio- ides ac.*		*Cepaea* sp.		*Dinarica* sp.		*Leuco- chroopsis k.*		*Klikia coarct.*		Heli- cidae
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
Ga 1	–		–		–		–		–		–		–		–
Ga 2	–		–		–		–		–		–		–		–
Ga 3	x		–		–		–		–		–		–		–
Ga 4	–		–		–		–		–		–		–		–
Ga 5	16	4	–		–		–		6	1	1	< 1	–		–
Ga 6	–		–		–		–		–		–		–		–
Ga 7	3	1	–		10	3	–		3	1	–		–		–
Gb 1	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 2	x		–		–		–		–		–		–		–
Gb 3	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 4	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 5	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 6	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 7	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 8	–		–		–		–		–		–		–		–
Gb 9	x		–		–		–		–		–		–		–
Gb 10	–		–		–		–		–		–		–		x
Gc 1	–		–		–		1	1	2	3	–		–		–
Gc 2	–		–		–		2	3	–		–		–		–
Gc 3	20	1	–		–		1	< 1	14	1	3	< 1	–		–
Gc 4	10	< 1	2	< 1	–		3	< 1	11	1	1	< 1	–		–
Gd 1	–		–		–		–		–		–		–		–
Gd 2	–		–		–		–		–		–		–		–
Gd 3	–		–		–		–		–		–		–		–
Gd 4	–		–		–		–		–		–		–		x
Ge 1	2	< 1	–		–		–		8	1	–		–		–
Ge 2	3	1	–		–		1	< 1	1	< 1	–		–		–
Ge 3	4	1	–		–		–		2	< 1	–		–		–
Ge 4	41	2	–		–		–		–		–		–		x
Ge 5	20	1	–		–		1	< 1	2	< 1	2	< 1	–		–
Ge 6	–		–		–		–		–		–		–		x
Ge 7	6	6	–		2	2	–		–		–		–		–
Ge 8	–		–		16	29	–		–		–		–		–
Gf 1	187	7	4	< 1	1	< 1	3	< 1	13	< 1	12	< 1	4	< 1	–
Gf 2	435	6	10	< 1	–		3	< 1	5	< 1	12	< 1	8	< 1	–
Gf 3	9	5	1	1	3	2	–		–		2	1	–		–
Gf 4	92	4	1	< 1	–		6	< 1	15	1	16	1	1	< 1	–
Gf 5	287	7	2	< 1	1	< 1	6	< 1	14	< 1	15	< 1	3	< 1	–
Gf 6	91	15	–		31	5	2	< 1	8	1	16	3	4	1	–
Gf 7	20	14	–		6	1	6	1	14	2	1	< 1	–		–
Gg 1	x		–		–		–		–		2	3	–		–
Gg 2	x		–		–		–		–		5	3	–		–
Gg 3	x		–		–		–		–		19	6	–		–
Gg 4	x		–		–		–		–		7	2	–		–
Gg 5	x		–		–		–		–		3	2	–		–
Summe	1246		20		70		35		118		117		20		x
%*		4		< 1		< 1		< 1		< 1		< 1		< 1	

*: % der bestimmbaren Taxa; x: Bruchstücke

Tab. 5. (Fortsetzung 3)

Probe	*Limax* sp.		*Milax* sp.		Limac., Milacid.		*Succinea minima*		*Vallonia lepida*		*Vallonia subcyclo.*		*Strobilops joossii*	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 2	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 3	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 4	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 5	5	1	7	2	–		–		x		–		23	5
Ga 6	–		–		–		–		–		–		–	
Ga 7	4	1	2	1	5	1	1	< 1	x		–		2	1
Gb 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 2	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 3	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 4	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 5	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 6	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 7	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 8	–		–		–		–		–		–		–	
Gb 9	–		2	29	–		–		–		–		–	
Gb 10	–		–		–		–		–		–		–	
Gc 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gc 2	1	1	–		–		–		–		–		1	1
Gc 3	17	1	17	1	14	1	–		x		–		12	1
Gc 4	19	1	23	1	13	1	1	< 1	x		–		5	< 1
Gd 1	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 2	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 3	–		–		–		–		–		–		–	
Gd 4	–		–		1	< 1	–		–		–		–	
Ge 1	2	< 1	–		–		6	1	1	< 1	–		–	
Ge 2	2	1	1	< 1	–		5	1	2	1	–		–	
Ge 3	–		–		–		–		x		–		–	
Ge 4	–		1	< 1	–		2	< 1	x		–		–	
Ge 5	3	< 1	3	< 1	–		3	< 1	1	< 1	1	< 1	–	
Ge 6	–		–		–		2	3	–		–		–	
Ge 7	–		–		–		–		x		–		–	
Ge 8	–		–		–		6	11	–		–		–	
Gf 1	7	< 1	5	< 1	3	< 1	23	1	132	5	122	4	1	< 1
Gf 2	2	< 1	4	< 1	1	< 1	25	< 1	454	6	35	< 1	28	< 1
Gf 3	–		–		–		–		12	7	9	5	–	
Gf 4	1	< 1	2	< 1	2	< 1	21	1	166	7	12	1	–	
Gf 5	1	< 1	4	< 1	1	< 1	17	< 1	138	3	9	< 1	–	
Gf 6	1	< 1	2	< 1	3	< 1	4	1	1	< 1	53	9	1	< 1
Gf 7	3	1	2	< 1	1	< 1	2	< 1	2	< 1	3	1	–	
Gg 1	7	9	11	14	4	5	–		3	3	–		x	
Gg 2	7	3	9	5	10	5	–		3	1	–		–	
Gg 3	8	2	22	7	14	4	–		21	6	–		x	
Gg 4	3	1	8	2	5	1	–		11	2	–		x	
Gg 5	–		1	< 1	–		–		1	< 1	–		–	
Summe	93		126		77		118		948		244		73	
%*		< 1		< 1		< 1		< 1		3		1		< 1

*: % der bestimmbaren Taxa; x: Bruchstücke

Tab. 5. (Fortsetzung 4)

Probe	*Vitrina* sp.		*Aegopinella s.*		Zonitidae		unbest. Reste	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Ga 1	–		–		–		–	
Ga 2	–		–		–		1	100
Ga 3	–		–		–		–	
Ga 4	–		–		–		–	
Ga 5	4	1	–		–		30	7
Ga 6	–		–		–		–	
Ga 7	–		–		–		62	18
Gb 1	–		–		–		10	72
Gb 2	–		–		–		106	98
Gb 3	–		–		–		2	13
Gb 4	–		–		–		2	18
Gb 5	–		–		–		3	16
Gb 6	–		–		–		23	15
Gb 7	–		–		–		3	60
Gb 8	–		–		–		3	60
Gb 9	–		–		–		1	14
Gb 10	–		–		–		3	23
Gc 1	1	1	–		–		10	13
Gc 2	–		–		–		13	17
Gc 3	–		–		–		173	9
Gc 4	–		–		6	< 1	228	11
Gd 1	–		–		–		2	33
Gd 2	–		–		–		2	33
Gd 3	–		–		–		2	67
Gd 4	–		–		–		92	16
Ge 1	1	< 1	–		4	1	15	3
Ge 2	6	2	–		5	1	10	3
Ge 3	–		–		–		16	4
Ge 4	–		–		1	< 1	98	4
Ge 5	1	< 1	–		1	< 1	129	8
Ge 6	–		–		–		5	8
Ge 7	–		–		–		25	24
Ge 8	–		–		–		6	11
Gf 1	5	< 1	14	< 1	–		170	6
Gf 2	5	< 1	10	< 1	1	< 1	189	2
Gf 3	1	1	2	1	1	1	14	8
Gf 4	6	< 1	5	< 1	2	< 1	115	5
Gf 5	14	< 1	33	1	–		255	6
Gf 6	–		3	< 1	–		51	8
Gf 7	1	< 1	–		1	< 1	40	7
Gg 1	–		–		–		–	
Gg 2	–		–		–		4	2
Gg 3	–		–		–		10	3
Gg 4	–		–		–		10	2
Gg 5	–		–		–		8	4
Summe	45		67		22		1941	
%*		< 1		< 1		< 1		–

*: % der bestimmbaren Taxa

nicht genauer bestimmbaren Apizes stellen die 3 Familien zusammen einen Anteil von 62% aller terrestrischen Schnecken.

Cochlicopidae: Während *Cochlicopa subrimata* nur äußerst selten vorkommt (2 Schalen im Schurf Gf, Tafel 12, Bild F), ist *Azeka tridentiformis* (Tafel 12, Bild E) mit 6% der bestimmbaren terrestrischen Gehäuse relativ häufig. Allerdings findet sich diese Art nur im Schurf Gf in größeren Mengen, während keine Schalen in Ga, Gb, Gc und Gd sowie nur sehr wenige Individuen in Ge und Gg enthalten sind.

Carychiidae: Carychien (Tafel 10, Bild A–C) haben einen Anteil von 20% an den systematisch ansprechbaren Landgastropoden. Mit Ausnahme der generell fossilarmen Schurfe Ga, Gb und Gd sind sie regelmäßig im Untersuchungsmaterial enthalten. Bemerkenswert große Häufigkeiten entfallen auf die Horizont-Proben Ge 1, Ge 2 und Gf 2.

Die übrigen Familien sind von untergeordneter Bedeutung. Ihre jeweiligen Anteile an den bestimmbaren Gehäusen der Landgastropoden betragen: Clausiliidae < 1% (Tafel 12, Bild G), Endodontidae 4% (Tafel 10, Bild D–I), Ferussaciidae < 1% (Tafel 12, Bild I), Helicidae 1% (ohne Abb.), Limacidae und Milacidae 1% (Tafel 11, Bild C, F), Pupillidae < 1% (Tafel 12, Bild A–D), Succineidae < 1% (Tafel 12, Bild H), Valloniidae 4% (Tafel 11, Bild A–B, D–E, G–H), Vitrinidae < 1% (Tafel 11, Bild I) und Zonitidae < 1% (ohne Abb.). Auffallenderweise konzentrieren sich die selteneren Gruppen wiederum, den Wasserschnecken vergleichbar, auf den Schurf Gf.

Zusammengefaßt liegen bei den terrestrischen Gastropoden folgende Dominanzverhältnisse vor: Die häufigsten Taxa sind *Granaria schuebleri* (29%), *Carychium* spp. (20%), *Azeka tridentiformis* (6%), *Vertigo angulifera* und *Discus costatus* (je 4%), *Gastrocopta nouletiana* und *Vallonia lepida* (je 3%), während die übrigen 24 Arten gemeinsam einen Anteil von 7% der systematisch zuordenbaren Schalen ausmachen.

Artenzahlen

Analog der Gruppe der Wasserschnecken wurde auch für die terrestrischen Gastropoden untersucht, ob zwischen den Schurfen statistisch absicherbare Unterschiede in der Artenzahl bestehen. Auch hier werden zunächst die innerhalb der Schurfe gefundenen Mittelwerte dargestellt (Tab. 6). Der Gruppe „Chondrinidae, Pupillidae, Vertiginidae“ wurde in dieser Berechnung die Artenzahl „1“ zugewiesen, wenn innerhalb der Proben keine Schalen enthalten waren, die eine sichere Einstu-

Tab. 6. Terrestrische Gastropoden: Artenzahlen (schurf-bezogen).

Schurf	Artenzahlen (alle Horizont-Proben)	Artenzahlen (Durchschnitt pro Horizont-Probe)
Ga	20	5,4
Gb	≥ 5	1,9
Gc	23	13,5
Gd	≥ 5	2,8
Ge	21	9,9
Gf	30	22,4
Gg	≥ 11	10,0

≥: vgl. Text

fung in eine zu den genannten Familien zählende Spezies zuließen (in der Tabelle mit „≥“ aufgeführt). Waren hingegen Schalen nachweisbar, die artlich eingeordnet werden konnten, so blieb die genannte Großgruppe unberücksichtigt. Bemerkenswerterweise treten die höchsten Artenzahlen erneut im Schurf Gf auf.

Eine Analyse der Daten im H-Test von Kruskal und Wallis ergab, daß sich mindestens einer der Schurfe von den anderen signifikant unterscheidet ($H_{ber.} = 30{,}66$; $\chi^2_{6;0{,}01} = 22{,}46$). Einzelwertvergleiche der Artenzahlen belegten zwischen den Schurfen Ga und Gf, Gb und Gf sowie Gd und Gf signifikante Abweichungen (bei $P = 5\%$: $|R_{Ga} - R_{Gf}| = 26{,}22 > 24{,}91$; $|R_{Gb} - R_{Gf}| = 30{,}33 > 22{,}97$; $|R_{Gd} - R_{Gf}| = 29{,}21 > 27{,}55$); die übrigen Werte zeigten keine statistisch absicherbaren Differenzen.

(Anmerkung: Wegen der auch bei den Landgastropoden bestehenden hohen Unterschiede der relativen Häufigkeiten wurden keine Berechnungen der Diversitäts- und Evenness-Indizes durchgeführt.)

4. Diskussion

4.1. Erhaltungszustand

Die Mehrzahl der Gehäuse von *G. kleini* ist gut erhalten, zeigt jedoch oft an- oder abgebrochene Mündungen, vermutlich als Folge postmortalen Transports durch Wellenschlag im Uferbereich. Bei den die Schalenoberfläche durchbrechenden rundlichen Löchern kann es sich um Bohrspuren (von Chironomiden?) handeln.

Im Gegensatz zu den Gyraulen liegen die übrigen Gastropoden oftmals nur in Bruchstücken vor. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß diese Gehäuse entweder aufgrund geringerer Schalenstärke leichter zerbrachen oder aber im Zuge längerer Transportwege vom Umland in den Krater-See relativ hohe mechanische Beanspruchung erfuhren.

Korrodierte Oberflächen sowie Steinkernerhaltung sind durch diagenetische Prozesse verursacht: Einflüsse meteorischer Wässer haben offenbar in Teilbereichen der Ablagerungen zu An- bzw. Auflösung der aragonitischen Schalen geführt.

4.2. Gastropoden-Gruppen

Neben *G. kleini* enthält das Untersuchungsmaterial diverse andere limnische sowie terrestrische Gastropoden. Die anteiligen Häufigkeiten dieser Großgruppen variieren in den einzelnen Horizonten. Als mögliche Ursachen kommen in Betracht:

Beprobte Horizonte können, z. B. verursacht durch Seespiegel-Schwankungen während des Ablagerungszeitraums, limnische und terrestrische Sedimente beinhalten und damit auch Gastropoden verschiedener Lebensbereiche. Relativ hohe Anteile einzelner Arten sind möglicherweise bedingt durch eng nebeneinander liegende, differierende ökologische Nischen im Bereich der unmittelbaren Uferzone des ehemaligen Sees. Ein Beispiel hierfür könnte *Carychium*, ein Bewohner von Feuchtgebieten, sein. Diese Gattung ist zwar in fast allen Proben vertreten, vergleichsweise hohe Anteile jedoch beinhalten einige Horizonte der Schurfe Ge und Gf.

An terrestrischen Gastropoden individuenreiche Proben spiegeln u. U. aber auch episodische Starkregen-Ereignisse wider, durch die eine höhere Anzahl an Gehäusen in den See eingespült und hier zusammen mit den Wasserschnecken sedimentiert wurde.

Die relativ hohen Artenzahlen – sowohl an limnischen als auch an terrestrischen Gastropoden – im Schurf Gf lassen die Vermutung zu, daß nicht nur äußerst günstige Erhaltungsbedingungen für diesen Befund verantwortlich sind, sondern daß hierin ebenfalls die Umweltverhältnisse abgebildet werden. Möglicherweise war das Klima zu Zeiten der Ablagerung der in dieser Probenserie erfaßten Sedimente vergleichsweise niederschlagsreicher. Dies kann einerseits direkt am Ufer durch die Ausdehnung von Feuchtzonen für Sumpfbewohner günstigere Lebensbedingungen geschaffen haben, andererseits können während regenreicherer Perioden mehr Gehäuse aus dem Umland in das Wasser eingespült worden sein. Im See selbst hat vielleicht eine bessere Durchlüftung dazu beigetragen, daß vergleichsweise viele Wassergastropoden-Arten siedeln konnten.

4.3. *Gyraulus kleini*

Teleoconch

Die Teleoconch-Merkmale der untersuchten Gyraulen entsprechen denjenigen, die Hilgendorf (1867) für *Planorbis multiformis aequeumbilicatus* sowie Gottschick (1919/20, 1920 d, 1925) und Gottschick & Wenz (1916 c) für die Varietät *Gyraulus multiformis kleini* aufgeführt haben. Es wurden in den Proben weder Individuen gefunden, die den beiden anderen, von letztgenannten Autoren beschriebenen Varietäten *G. m. applanatus* und *G. m. dealbatus*, welche nach ihren Untersuchungen in den ältesten Schichten nebeneinander auftreten sollen, zuzurechnen sind, noch solche, die Übergangsformen zu dem sich stratigraphisch anschließenden *G. steinheimensis* darstellen.

Ursache für diese Beobachtung kann sein, daß das bearbeitete Material ausschließlich den jüngeren Horizonten der *kleini*-Schicht entstammt und somit Vorgänger- bzw. abgeleitete Formen nicht mehr von der Beprobung erfaßt wurden. Indiz hierfür ist, daß im Zuge der Schurfarbeiten die Untergrenze der lakustrinen Sedimente – und damit die Obergrenze der Primären Beckenbreccie – nicht erreicht wurde (vgl. Finger 1996). Allerdings umfassen die beprobten Horizonte bis zu 4 m Mächtigkeit, während frühere Arbeiten die am Beckenrand lagernden *kleini*-Schichten mit nur rd. 1,5 m angeben (Mergelsberg 1980). Zumindest für Teilbereiche des Steinheimer Beckens ist damit nachgewiesen, daß die älteren limnischen Ablagerungen eine größere Mächtigkeit haben als bislang angenommen.

Protoconch

Aufgrund der REM-Untersuchungen weisen die Protoconche von *G. kleini* folgende Merkmale auf: Anwachsstreifung setzt im Durchschnitt bei 0,94 Windungen ein; embryonale Spiralstreifung reicht im Mittel bis zu 1,14 Windungen. Bei Erreichen der 1. Windung beträgt der Gehäuse-Durchmesser rd. 235 µm, die Breite des Schalenanfangsteils beläuft sich auf rd. 80 µm. Einzige Skulpturelemente der Embryonalschale sind longitudinal angeordnete Streifen, welche aus kettenförmig aneinander gereihten, in Zickzack-Linie verlaufenden Knötchen zusammengesetzt sind. Im Durchschnitt finden sich 8,4 Leisten auf den Gehäusen. Nach den horizont-gebundenen Auswertungen der Streifenanzahlen bestehen zwischen den einzelnen Proben keine statistisch signifikanten Unterschiede. Entwicklungstendenzen, die eine Zunahme der Streifenanzahlen widerspiegeln würden, sind dem Untersuchungsmaterial nicht zu entnehmen (vgl. für die in stratigraphisch höheren Horizonten auf *G. kleini* folgenden Planorbiden GORTHNER 1992).

Evolutive Stellung

Bei den analysierten Gyraulen-Schalen handelt es sich nach Teleoconch- und Protoconch-Ausbildung ausschließlich um eine Art, *Gyraulus kleini* GOTTSCHICK & WENZ 1916. Der Morphotyp entspricht den von HILGENDORF (1867), GOTTSCHICK (1919/20, 1920d, 1925) und GOTTSCHICK & WENZ (1916c) angenommenen Gründerarten; der Protoconch zeigt ausnahmslos Merkmale, die NÜTZEL & BANDEL (1993) für die *G. crescens*-Gruppe ermittelten, der auch *G. kleini* zugeordnet wurde. Die Ergebnisse lassen die Vermutung zu, daß es sich bei *G. kleini* um die Gründerart der Steinheimer Gyraulen-Stammbäume handelt. Allerdings sollten weitere Untersuchungen der Gastropoden der Übergangszone *kleini-steinheimensis* durchgeführt werden, um diese Annahme zu untermauern.

4.4. Sonstige Gastropoden: limnischer Bereich

G. kleini, Pseudamnicola pseudoglobulus und *Lymnaea dilatata* stellen zusammen 99% aller limnischen Gastropoden. Bemerkenswerterweise handelt es sich um dieselben Spezies, die gemäß der Literatur nach dem Ende der *kleini*-Zeit – und dem damit verbundenen Aussterben der übrigen Arten – den Steinheimer See besiedelten. Dies ist als weiterer Hinweis darauf zu werten, daß die beprobten Horizonte eher den stratigraphisch höheren Lagen der *kleini*-Schicht entstammen.

Unterschiedlich häufiges Vorkommen einzelner Arten kann jedoch auch bedingt sein durch ein verschieden gutes Erhaltungspotential: Dünne, leicht zerbrechliche Schalen, wie z. B. die von *Acroloxus* und *Ancylus*, sind in geringerem Umfang überlieferbar als dickschaligere Gehäuse mit rundlicher Form, wie z. B. solche von *Pseudamnicola* und *Lymnaea*.

4.5. Sonstige Gastropoden: terrestrischer Bereich

Neben 24 Taxa, die in nur sehr geringen Mengen vorkommen, sind *Granaria schuebleri, Carychium suevicum, Azeka tridentiformis, Vertigo angulifera, Discus costatus, Gastrocopta nouletiana* und *Vallonia lepida* als häufigere Spezies anzusprechen. Zieht man rezente Lebensräume zum Vergleich heran, so können diese Gastropoden in zwei Gruppen, die in ihren Feuchtigkeitsansprüchen differieren, unterteilt werden (vgl. LOŽEK 1963; KERNEY et al. 1983): Als Bewohner feuchterer Standorte sind *Carychium, Azeka* sowie *Vertigo* einzustufen, dagegen bevorzug(t)en *Granaria, Discus, Gastrocopta* und *Vallonia* eher trockenere Lebensräume. Übertragen auf die Steinheimer Verhältnisse kann vermutet werden, daß die Kraterhänge insbesondere von den genannten Chondriniden, daneben von *Discus* und *Vallonia*, besiedelt waren. Die höhere Feuchtigkeitsansprüche stellenden Gattungen *Carychium, Azeka* und *Vertigo* hingegen haben wahrscheinlich die Uferzone bewohnt, also einen Bereich, der – im Gegensatz zu der verkarsteten Alb-Hochfläche – günstige Lebensbedingungen bot.

5. Literatur

Bahrig, B., H. Mensink & W. Mergelsberg (1986): Das Steinheimer Becken (Süddeutschland). Erläuterungen zu einer geologischen Karte 1:10 000. – Boch. geol. geotechn. Arb., **21**: 1–31, 5 Abb., 1 Kt.; Bochum.

Bentz, A. (1923): Neues zum Problem des Steinheimer Beckens. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol., **4**: 97–107; Stuttgart.

– (1925): Die Entstehung der „Bunten Breccie“, das Zentralproblem im Nördlinger Ries und Steinheimer Becken. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol., **1925**, **B**: 97–104 und 141–145; Stuttgart.

Bortz, J., G. A. Lienert & K. Boehnke (1990): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. 900 S., 47 Taf., 35 Abb., 247 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).

Branco, W. & E. Fraas (1905): Das kryptovulcanische Becken von Steinheim. – Abh. Preuß. Acad. Wiss. Berlin, **1905**: 1–64, 1 Taf.; Berlin.

Darwin, C. (1859): On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. 502 S.; London (J. Murray).

Dietz, R. S. (1959): Shatter cones in cryptoexplosion structures (meteorite impact?). – J. Geol., **67**: 496–505, 8 Taf.; Chicago.

Engelhardt, W. v., W. Bertsch, D. Stöffler, P. Groschopf & W. Reiff (1967): Anzeichen für den meteoritischen Ursprung des Beckens von Steinheim. – Naturwiss., **54**: 198–199, 1 Abb.; Berlin.

Finger, I. (1996): Die miozäne Gastropoden-Fauna der *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens, unter besonderer Berücksichtigung von *Gyraulus kleini* (Gastropoda: Planorbidae). – Diplomarb. Univ. Hamburg, 110 S., 27 Abb., 17 Tab. – [Mskr.]

Fraas, E. (1900): Der geologische Aufbau des Steinheimer Beckens. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **56**: 47–59, 2 Abb.; Stuttgart.

– (1914): Erwiderung auf W. Kranz, „Das Problem des Steinheimer Beckens“. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. **4**: 113–115; Stuttgart.

Gentner, W., H. J. Lippolt & O. A. Schaeffer (1963): Argonbestimmungen an Kaliummineralien – XI Die Kalium-Argon-Alter der Gläser des Nördlinger Rieses und der böhmisch-mährischen Tektite. – Geochim. Cosmochim. Acta, **27**: 191–200, 1 Abb., 4 Tab.; New York.

Gorthner, A. (1992): Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen. Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B**, **190**: 1–173, 10 Taf., 56 Abb., 27 Tab.; Stuttgart.

Gottschick, F. (1911): Aus dem Tertiärbecken von Steinheim a. A. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **67**: 496–534, 1 Taf., 7 Abb., 1 Kt.; Stuttgart.

– (1919): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. 2. Fortsetzung. – Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges., **51**: 119–127; Frankfurt a. M.

– (1919/20): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Jen. Z. Naturwiss., **56** (N. F. 49): 155–216, 3 Taf., 8 Abb.; Jena.

– (1920): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. 3.–6. Fortsetzung. – Arch. Molluskenkde., **52**: 33–47, 49–66, 108–117, 163–177, 1 Taf.; Frankfurt a. M. – [1920 a–d]

– (1921): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Albuch. 7. Fortsetzung. – Arch. Molluskenkde., **53**: 163–181; Frankfurt a. M.

– (1922): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. Nachtrag. – Arch. Molluskenkde., **54**: 109, 1 Abb.; Frankfurt a. M.

– (1925): Noch einmal: Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol., **B**: 8–16 und 43–51; Stuttgart.

Gottschick, F. & W. Wenz (1916): Die Sylvanaschichten von Hohenmemmingen und ihre Fauna. – Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges., **48**: 17–31, 55–74, 97–113, 1 Taf.; Frankfurt a. M. – [1916 a–c]

– & – (1919): Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Aalbuch. I. Die Vertiginiden. – Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges., **51**: 1–23, 1 Taf.; Frankfurt a. M.

– & – (1921): Ueber „Pupa aperta“ Sandberger. – Arch. Molluskenkde., **53**: 212–213, 1 Abb.; Frankfurt a. M.

Groschopf, P. & W. Reiff (1966): Neue Untersuchungen im Steinheimer Becken. – Fortschr. Mineral., **44**: 141–142; Stuttgart. – [1966 a]

– & – (1966): Ergebnisse neuerer Untersuchungen im Steinheimer Becken. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **121**: 155–168, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1966 b]

– & – (1969): Das Steinheimer Becken. Ein Vergleich mit dem Ries. – Geol. Bav., **61**: 400–412, 6 Abb.; München.

– & – (1970): Die zentrale Erhebung „Steinhirt-Klosterberg“ im Steinheimer Becken (Schwäbische Alb). – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. **52**: 169–174; Stuttgart.

– & – (1971): Vorläufige Ergebnisse der Forschungsbohrungen 1970 im Steinheimer Becken (Schwäbische Alb). – Jh. geol. Landesamt Baden-Württ., **13**: 223–226; Freiburg i. Breisgau.

Heip, C. (1974): A new index measuring evenness. – J. mar. biol. Ass. U. K., **54**: 555–557, 2 Abb.; Cambridge.

Heip, C. & P. Engels (1974): Comparing species diversity and evenness indices. – J. mar. biol. Ass. U. K., **54**: 559–563, 1 Tab.; Cambridge.

Hilgendorf, F. (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. – Monatsber. k. Preuß. Akad. Wiss. Berlin, **1866**: 474–504, 1 Taf.; Berlin.

– (1877): Neue Untersuchungen über Planorbis multiformis. – Amtl. Ber. 50. Versammlg. Dt. Naturforsch. u. Aerzte München: 156–157; München.

– (1879): Zur Streitfrage des Planorbis multiformis. – Kosmos, **5**: 10–22, 2 Abb.; Leipzig.

Hyatt, A. (1880): Transformations of Planorbis at Steinheim, with remarks on the effects of gravity upon the forms of shells and animals. – Proc. Amer. Assoc. Advancement Sci., **29**: 527–550, 1 Taf.; Boston.

Janz, H. (1997): Die Ostrakoden der *kleini*-Schichten des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., **B, 251**: 101 S., 13 Taf., 28 Abb., 41 Tab.; Stuttgart.

Jooss, C. (1902): Beiträge zur Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **58**: 303–306, 2 Abb.; Stuttgart.

– (1912): Neue Landschnecken aus dem Obermiocän von Steinheim am Aalbuch in Württemberg. – Nachrichtsbl. Dt. malakozool. Ges., **44**: 30–45, 1 Taf.; Frankfurt a. M.

– (1918): Vorläufige Mitteilungen über tertiäre Land- und Süßwasser-Mollusken. – Cbl. Mineral. Geol. Paläontol.: 287–294; Stuttgart.

Kerney, M. P., R. A. D. Cameron & J. H. Jungbluth (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. 384 S., 12 Taf.; Hamburg & Berlin (P. Parey).

Klähn, H. (1922): Das Steinheimer Becken. – Z. Dt. geol. Ges., **74**: 26–161, 9 Abb.; Berlin.

– (1923): Paläontologische Methoden und ihre Anwendung auf die paläobiologischen Verhältnisse des Steinheimer Beckens. 127 S., 9 Abb.; Berlin (Borntraeger).

Kranz, W. (1914): Das Problem des Steinheimer Beckens. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. **4**: 92–112, 1 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.

– (1937): Steinheimer Becken, Nördlinger Ries und „Meteorkrater“. – Petermanns geograph. Mitt., **83**: 198–202, 2 Abb.; Gotha.

Kranz, W., K. C. Berz & F. Berckhemer (1924): Begleitworte zur Geognostischen Spezialkarte von Württemberg. Atlasblatt Heidenheim mit der Umgebung von Heidenheim, Steinheim a. A., Weissenstein, Eybach, Urspring-Lonsee, Dettingen-Heuchlingen, Gerstetten. 138 S., 18 Abb., 1 Kt.; Stuttgart (Kohlhammer).

Linder, A. & W. Berchtold (1979): Elementare statistische Methoden. 248 S., 8 Taf., 33 Abb.; Basel, Boston & Stuttgart (Birkhäuser).

Ložek, V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. 374 S., 32 Taf., 91 Abb., 11 Tab., 1 Kt.; Prag (Verlag der Tschechoslow. Akad. Wiss.).

Mensink, H. (1967): Zur Entwicklungsgeschichte der tertiären Planorben aus dem Steinheimer Becken in Süddeutschland. – Habil.-Schrift Univ. Bochum, 66 S., 22 Abb. – [Mskr.]

– (unter Mitwirkung von B. Bahrig und W. Mergelsberg) (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). – Palaeontographica, A, **183**: 1–63, 10 Taf., 29 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Mergelsberg, W. (1980): Die Geologie der tertiären Sedimente im W-Teil des Steinheimer Beckens. – Diplomarb. Univ. Bochum, 73 S., 30 Abb., 2 Tab. – [Mskr.]

Miller, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **56**: 385–406, 1 Taf.; Stuttgart.

Nützel, A. & K. Bandel (1993): Studies on the side-branch planorbids (Mollusca, Gastropoda) of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (Southern Germany). – Scripta Geol., Spec. Issue **2**: 313–357, 9 Taf., 13 Abb.; Leiden.

Quenstedt, F. A. (1866): Das Steinheimer Becken. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württ., **22**: 116–127; Stuttgart.

Reiff, W. (1977): The Steinheim Basin – an impact structure. – *In*: Roddy, D. J., R. P. Pepin & R. B. Merrill (Hrsg.): Impact and explosion cratering: 309–320, 9 Abb.; New York (Pergamon Press).

– (1988): Zur Gleichaltrigkeit der Einschlagkrater (Meteorkrater) Steinheimer Becken und Nördlinger Ries. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. **70**: 383–397, 3 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Riedel, F. (1990): Die Bedeutung der Embryonalschale für die systematische Einstufung rezenter und fossiler Süßwasserschnecken. – Diplomarb. Univ. Hamburg, 121 S., 180 Abb. – [Mskr.]

Rohleder, H. P. T. (1933): Meteor-Krater (Arizona) – Salzpfanne (Transvaal) – Steinheimer Becken. – Z. Dt. geol. Ges., **85**: 463–468; Berlin.

Sachs, L. (1984): Angewandte Statistik. 550 S., 59 Abb., 190 Tab.; 6. Auflage, Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).

Sandberger, F. (1870–75): Die Land- und Süsswasser-Conchylien der Vorwelt. 1000 S., 36 Taf.; Wiesbaden (Kreidel).

Sanders, H. (1968): Marine benthic diversity: A comparative study. – The Amer. Naturalist, **102**: 243–282, 18 Abb.; Chicago.

Shannon, C. E. & W. Weaver (1963): The mathematical theory of communication. 125 S.; Urbana (Univ. Illinois Press).

Stutzer, O. (1936): „Meteor Crater“ (Arizona) u. Nördlinger Ries. – Z. Dt. geol. Ges., **88**: 510–523, 2 Taf., 2 Abb.; Berlin.

Wenz, W. (1922): Die Entwicklungsgeschichte der Steinheimer Planorben und ihre Bedeutung für die Deszendenzlehre. – Natur u. Museum, **52**; 135–158, 82 Abb.; Frankfurt a. M. – [1922 a]

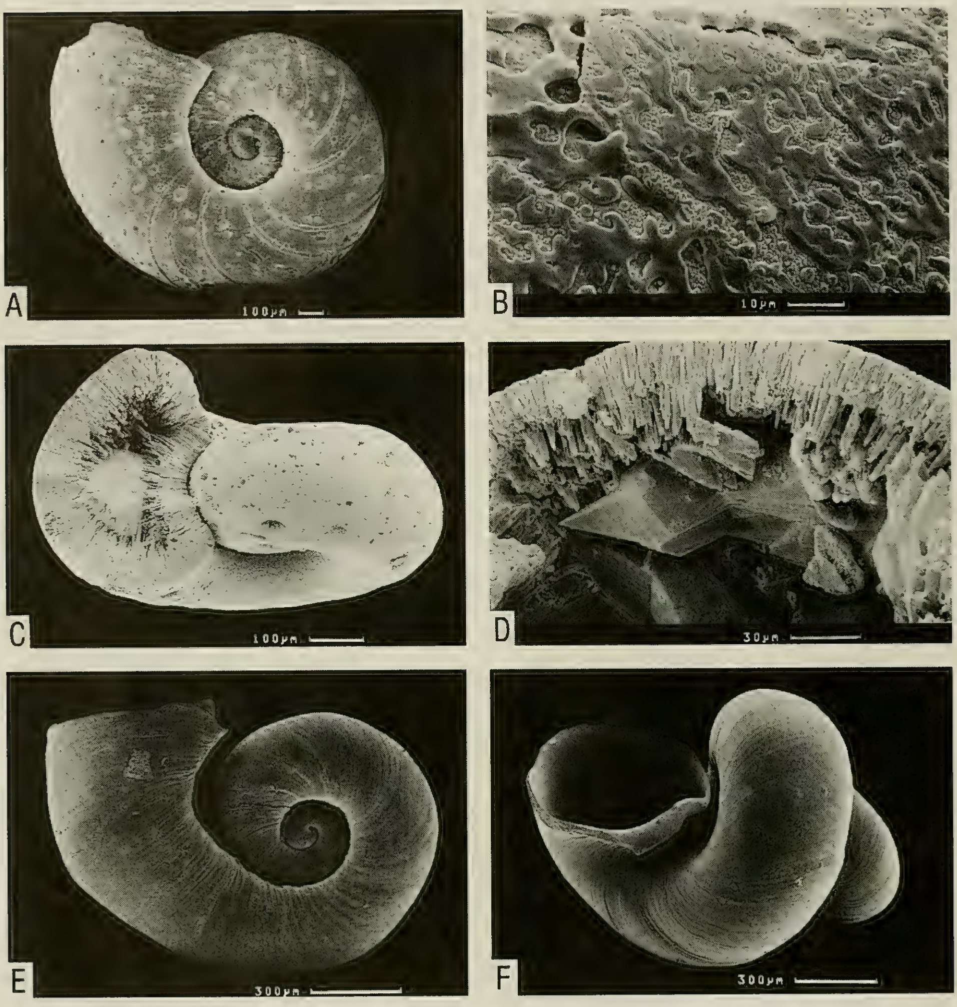
– (1922): Eine neue Lauria aus dem Obermiocän von Steinheim am Albuch. – Arch. Molluskenkde., **54**: 106–109, 1 Abb.; Frankfurt a. M. – [1922 b]

– (1938–44): Gastropoda. Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia. – *In*: Schindewolf, O. H. (Hrsg.): Handbuch der Paläozoologie, **6**, 1639 S., 4211 Abb.; Berlin (Borntraeger).

Zilch, A. (1959–60): Gastropoda von Wilhelm Wenz †. Teil 2: Euthyneura. – *In*: Schindewolf, O. H. (Hrsg.): Handbuch der Paläozoologie, **6**, 825 S., 2515 Abb.; Berlin (Borntraeger).

Anschrift der Verfasserin:

Dipl.-Geol. Imme Finger, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Bundesstraße 55, D-20146 Hamburg.



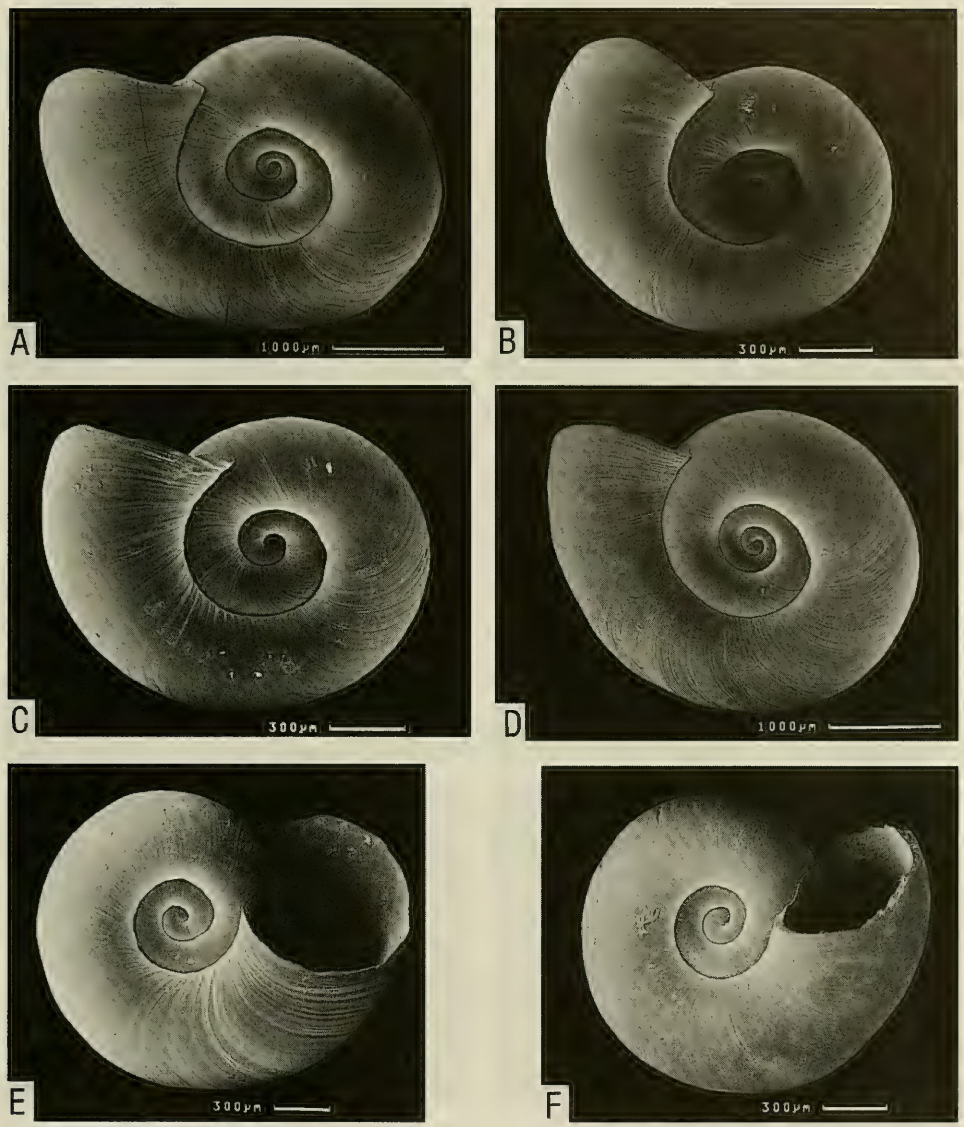
Tafel 1

Gyraulus kleini: Erhaltungszustand (Bild A–D)

Bild A. Horizont-Probe Gd 2. – SMNS 62995/1.
Bild B. Horizont-Probe Ge 4. – SMNS 62995/2.
Bild C. Horizont-Probe Gb 1. – SMNS 62995/3.
Bild D. Horizont-Probe Gb 3. – SMNS 62995/4.

Gyraulus kleini: skalaride Gehäuse (Bild E–F)

Bild E. Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 62995/5.
Bild F. Horizont-Probe Ge 3. – SMNS 62995/6.

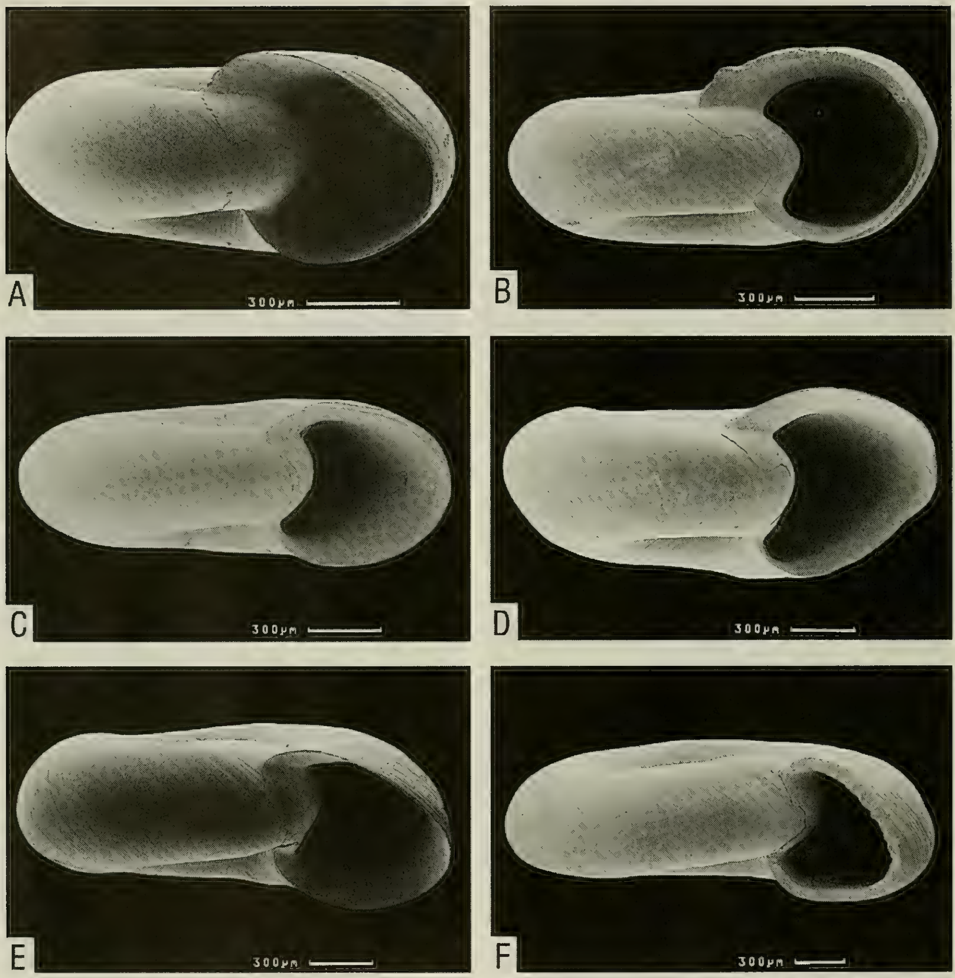

A
1000µm
B
300µm
C
300µm
D
1000µm
E
300µm
F
300µm

Tafel 2

Gyraulus kleini: Teleoconch

(Bild A–D: Apikalansicht, Bild E–F: Umbilikalansicht)

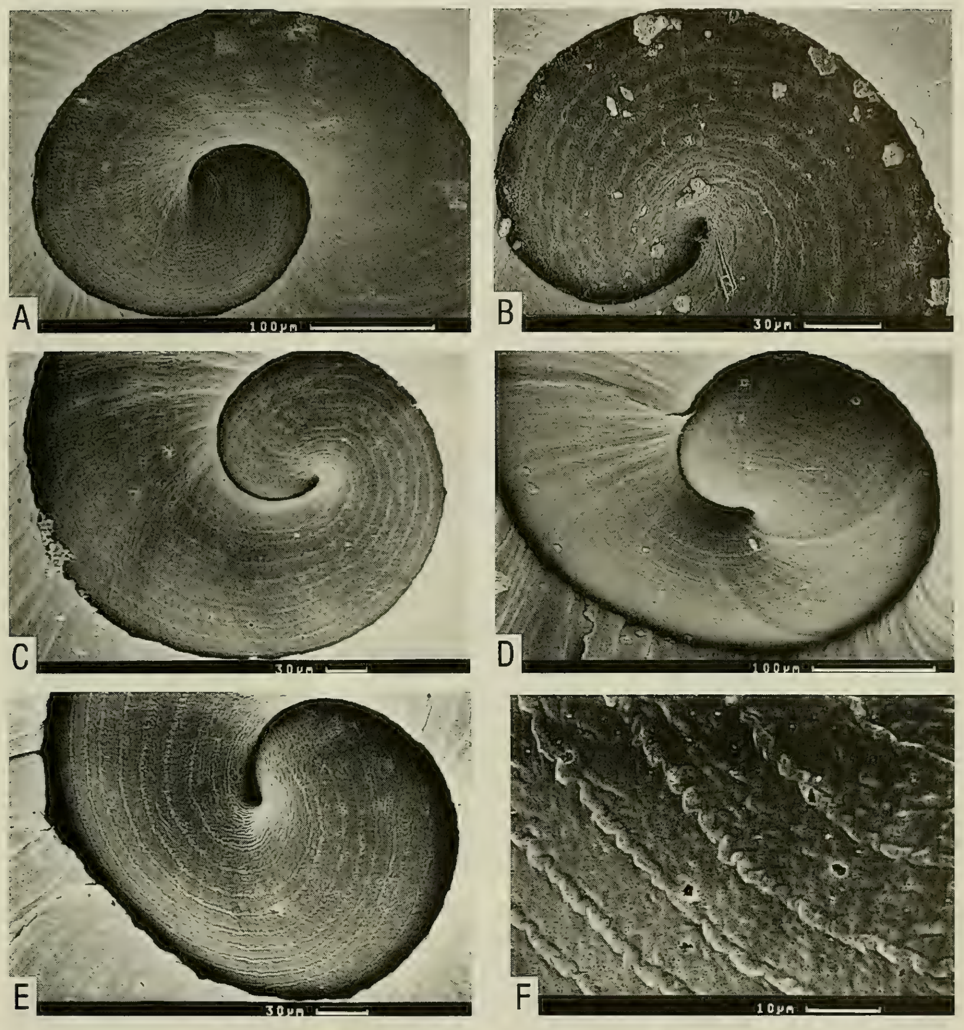
Bild A. Horizont-Probe Ge 2. – SMNS 62995/7.
Bild B. Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62995/8.
Bild C. Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62995/9.
Bild D. Horizont-Probe Ge 6. – SMNS 62995/10.
Bild E. Horizont-Probe Gd 4. – SMNS 62995/11.
Bild F. Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 62995/12.


A
300µm
B
300µm
C
300µm
D
300µm
E
300µm
F
300µm

Tafel 3

Gyraulus kleini: Teleoconch (Lateralansicht)

Bild A.	Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62995/13.
Bild B.	Horizont-Probe Ge 8. – SMNS 62995/14.
Bild C.	Horizont-Probe Ge 8. – SMNS 62995/15.
Bild D.	Horizont-Probe Gd 4. – SMNS 62995/11.
Bild E.	Horizont-Probe Ge 6. – SMNS 62995/16.
Bild F.	Horizont-Probe Ge 6. – SMNS 62995/17.


A
100µm
B
30µm
C
30µm
D
100µm
E
30µm
F
10µm

Tafel 4

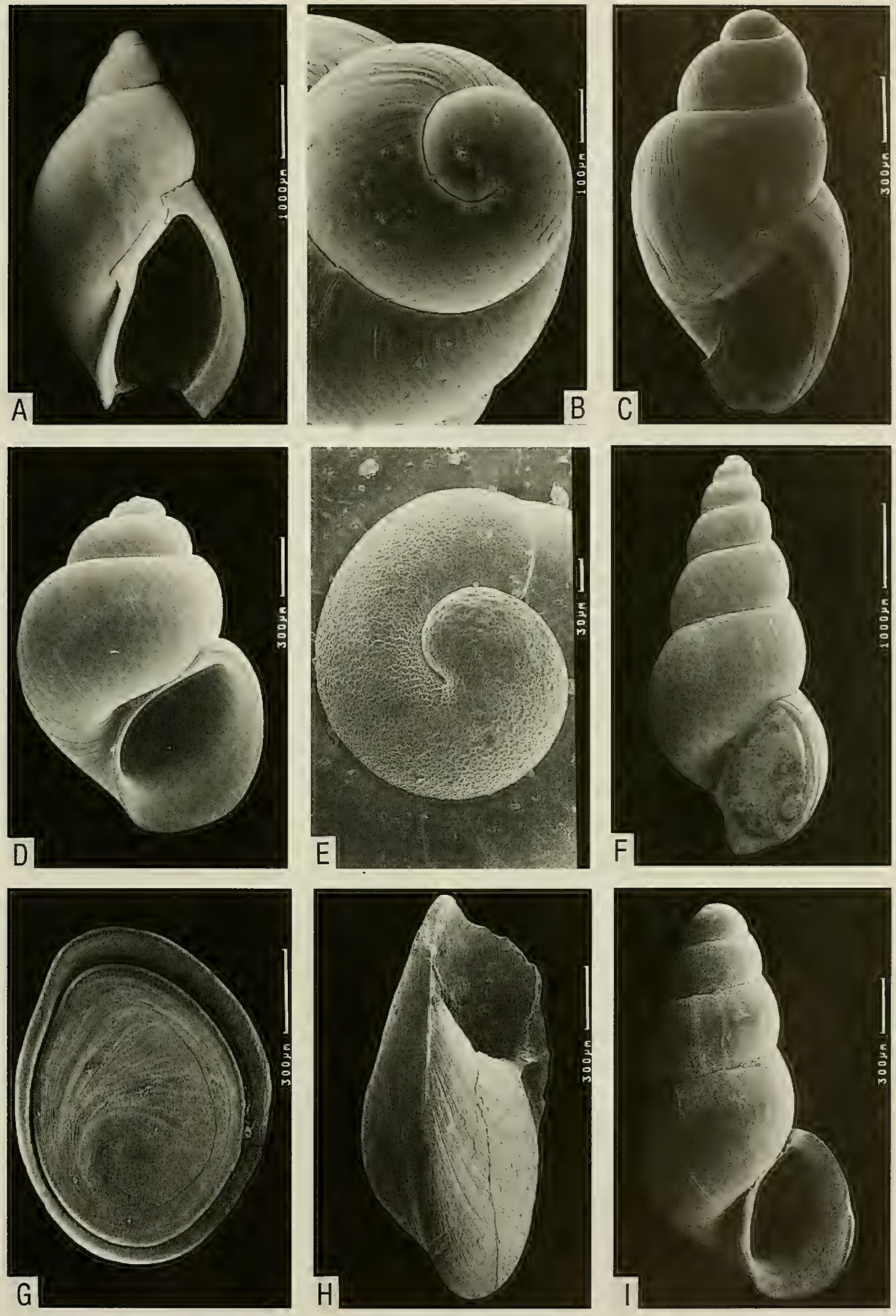
Gyraulus kleini: Protoconch

Bild A. Horizont-Probe Ge 7. – SMNS 62995/18.
Bild B. Horizont-Probe Ge 7. – SMNS 62995/19.
Bild C. Horizont-Probe Gd 4. – SMNS 62995/20.
Bild D. Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 62995/21.
Bild E. Horizont-Probe Gf 4. – SMNS 62995/22.
Bild F. Horizont-Probe Gf 4, Detail aus Bild E. – SMNS 62995/22.

Tafel 5

Limnische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Lymnaeidae, Hydrobiidae, Bithyniidae, Ancylidae, Micromelaniidae

Bild A–B.	*Lymnaea dilatata*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 62996.
Bild C.	*Lymnaea armaniacensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 62997.
Bild D–E.	*Pseudamnicola pseudoglobulus*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Proben Ge 5 und Ge 7. – SMNS 62998/1–2.
Bild F.	*Hydrobia subventrosa*, Teleoconch, Horizont-Probe Ge 5. – SMNS 62999.
Bild G.	*Bithynia* sp., Operkulum, Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 63000.
Bild H.	*Ancylus deperditus*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63001 (beim Lösen vom REM-Teller zerbrochen).
Bild I.	*Caspia steinheimensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 3. – SMNS 63002.


A
1000µm
B
100µm
C
300µm
D
300µm
E
30µm
F
1000µm
G
300µm
H
300µm
I
300µm

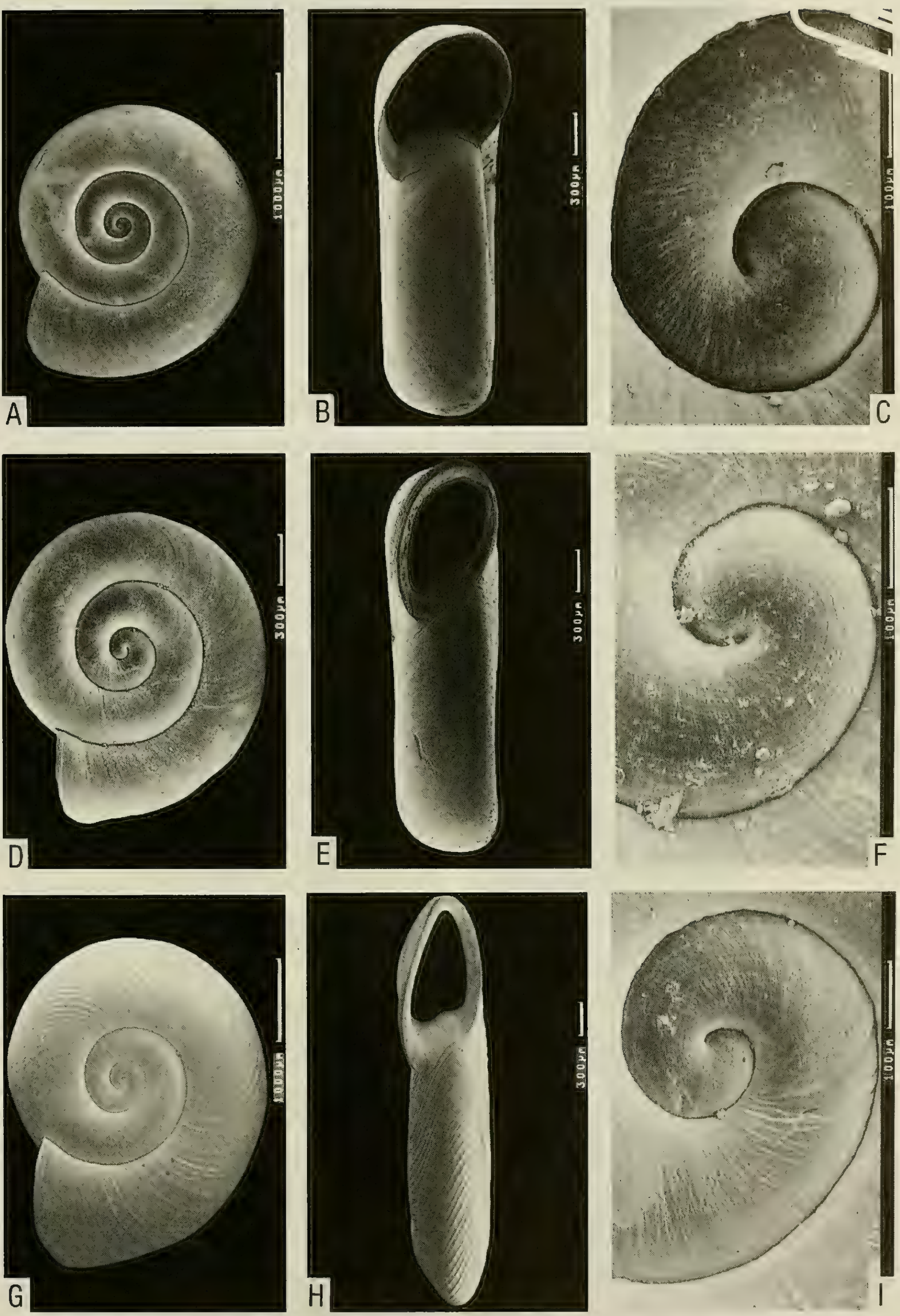
Tafel 6

Limnische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Planorbidae

Bild A–C. *Gyrorbis hilgendorfi*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63003.

Bild D–F. *Gyrorbis septemgyratiformis*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63004/1–3.

Bild G–I. *Hippeutis fasciata*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63005.

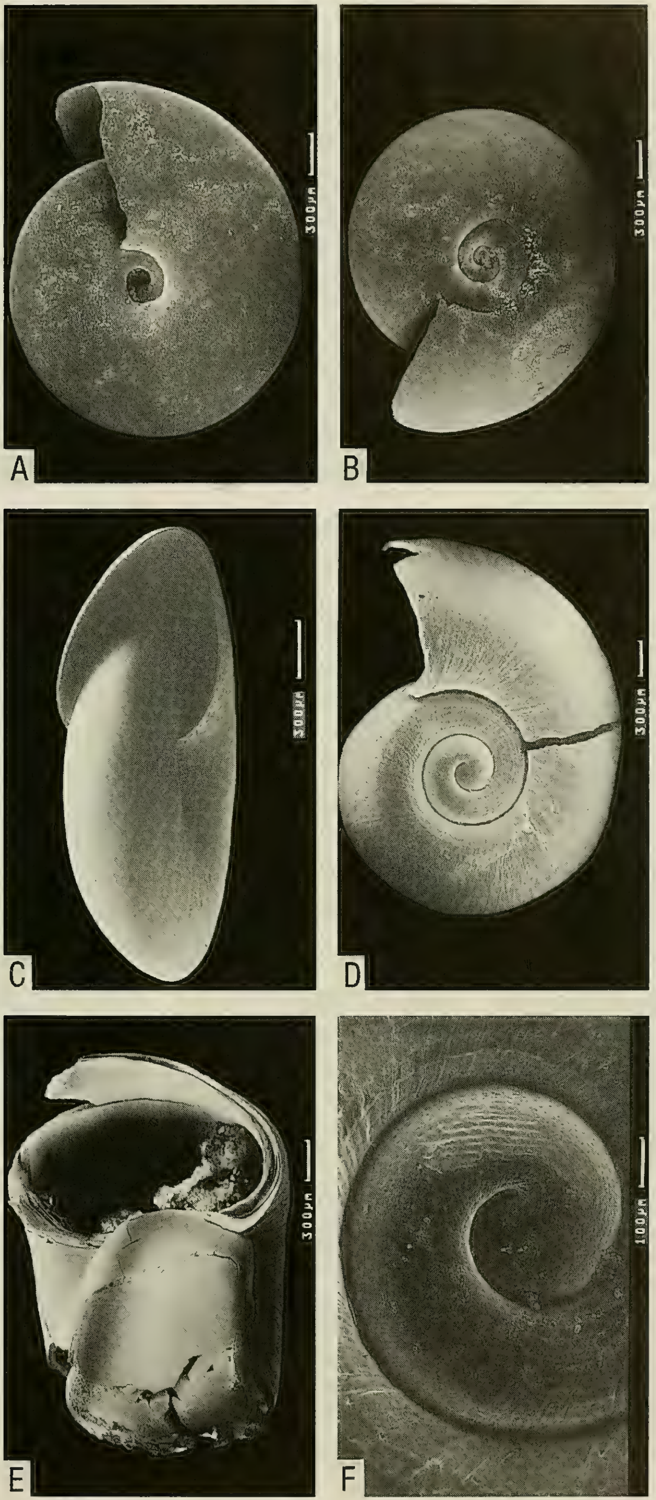

1000µm
A
300µm
B
100µm
C
300µm
D
300µm
E
100µm
F
1000µm
G
300µm
H
100µm
I

Tafel 7

Limnische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Planorbidae

Bild A–C. *Segmentina larteti*, Teleoconch (umbilikal, apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63006.

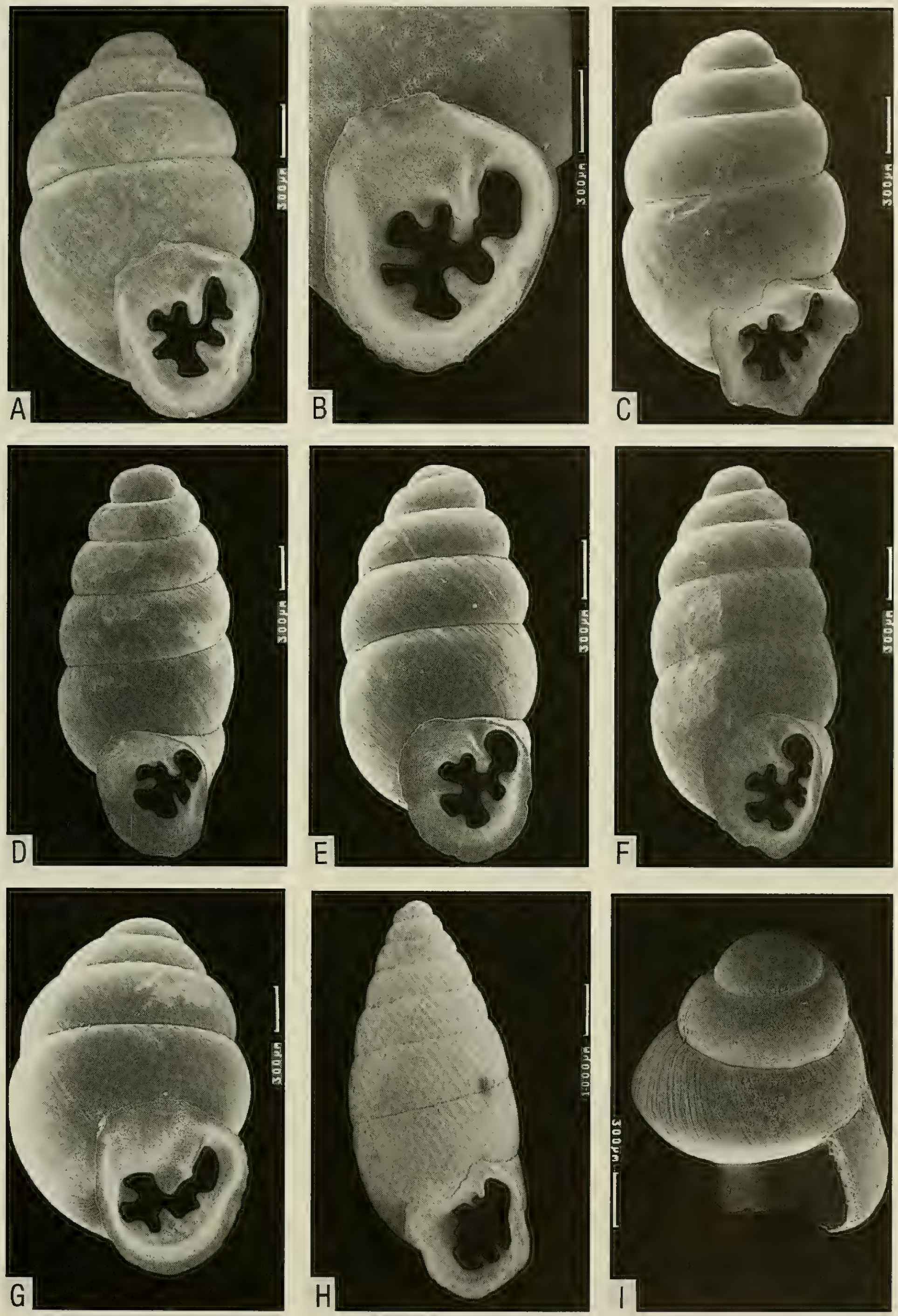
Bild D–F. *Planorbarius cornus*, Teleo- (umbilikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63007.


A
300µm
B
300µm
C
300µm
D
300µm
E
300µm
F
100µm

Tafel 8

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Chondrinidae

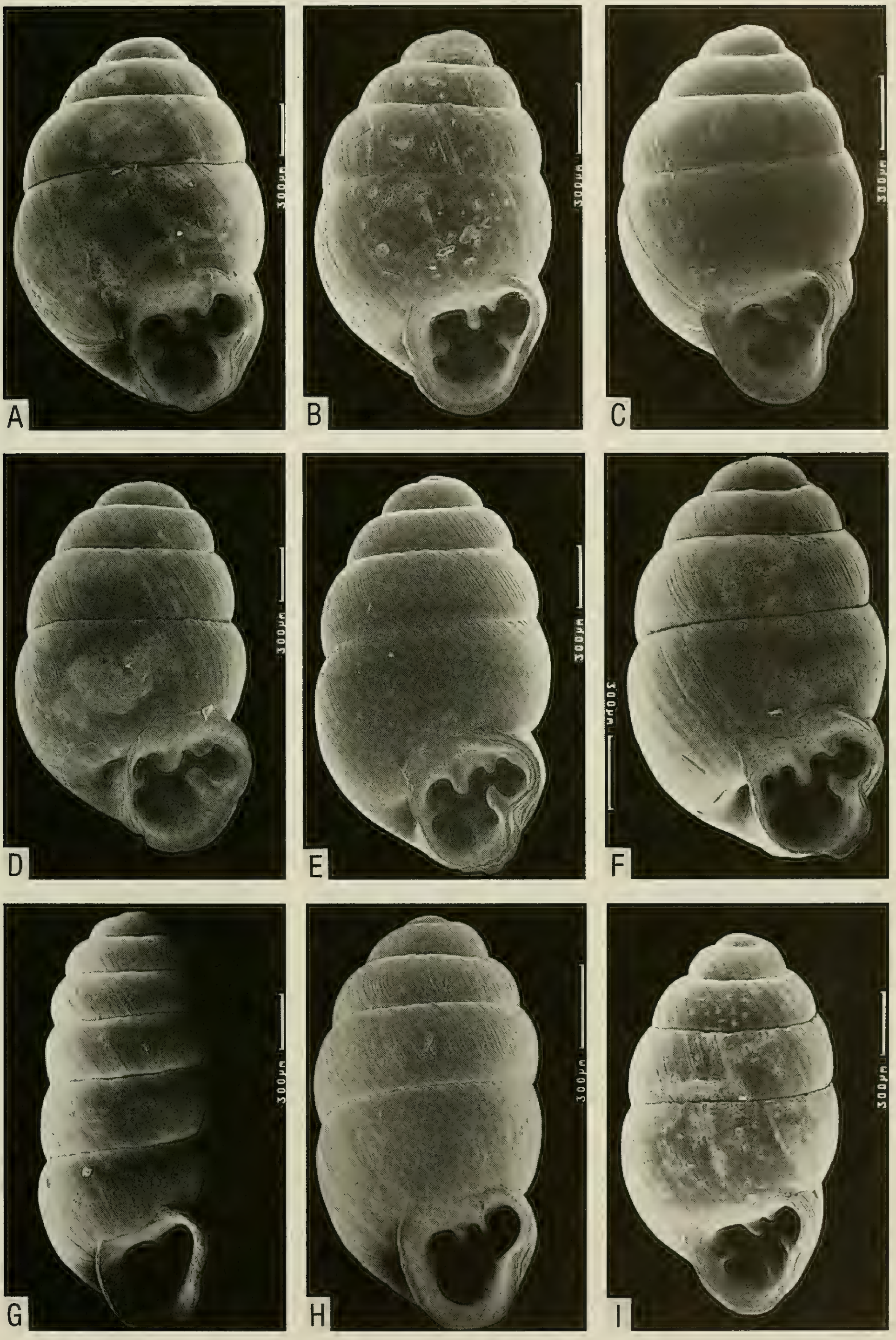
Bild A–C. *Gastrocopta nouletiana*, Teleoconch und Mündung, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63008/1–3.
Bild D–F. *Gastrocopta suevica*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63009/1–3.
Bild G. *Gastrocopta acuminata*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63010.
Bild H–I. *Granaria schuebleri*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Proben Ga 7 und Ga 5. – SMNS 63011/1–2 (SMNS 63011/2 beim Lösen vom REM-Teller zerbrochen).


A
300µm
B
300µm
C
300µm
D
300µm
E
300µm
F
300µm
G
300µm
H
1000µm
I
300µm

Tafel 9

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Vertiginidae

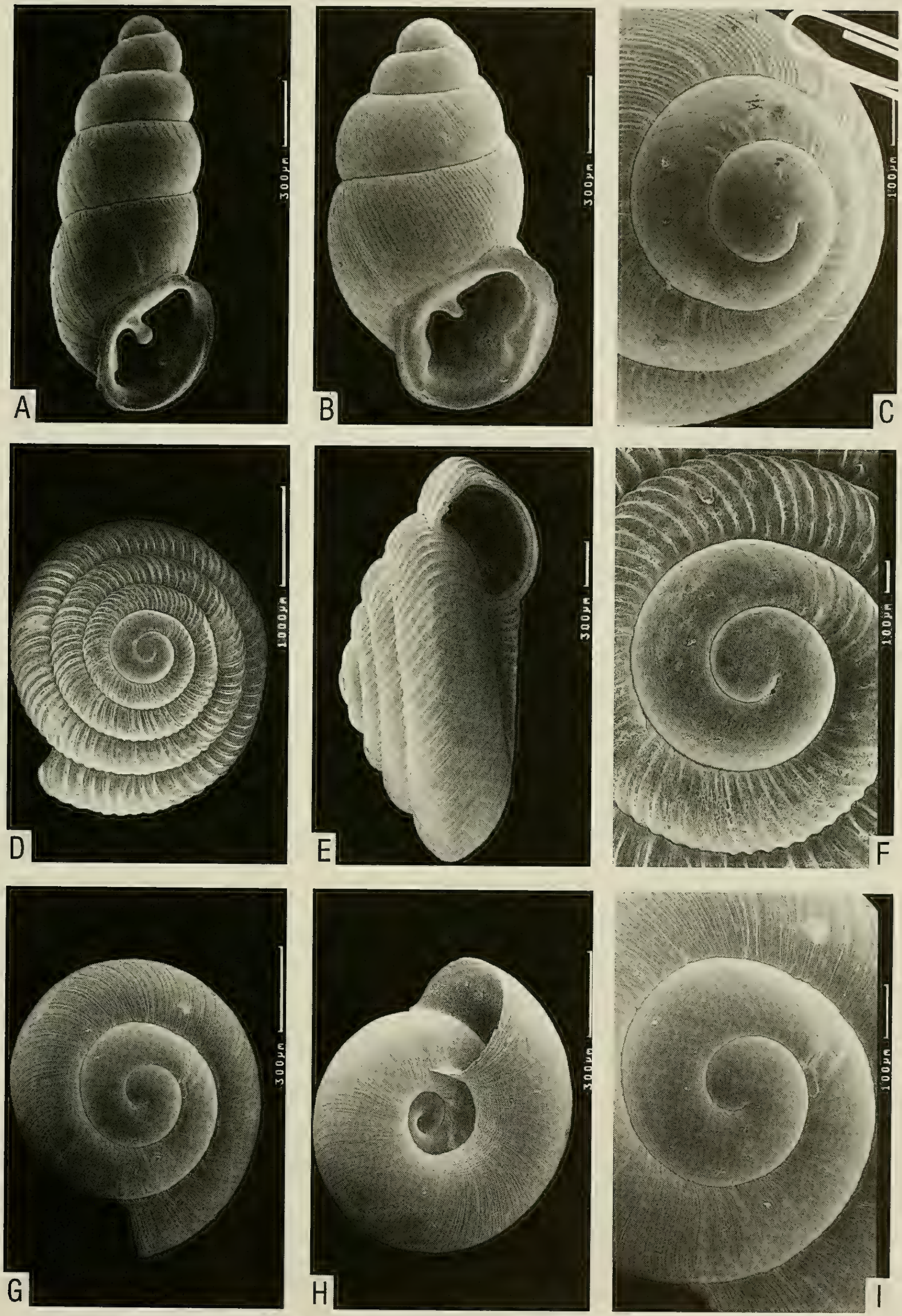
Bild A–B. *Vertigo callosa*, Teleoconch, 6-zähnige Formen, Horizont-Probe Gf 5. – SMNS 63012/1–2 (SMNS 63012/2 beim Lösen von REM-Teller zerbrochen).
Bild C. *Vertigo callosa*, Teleoconch, 5-zähnige Form, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/3.
Bild D. *Vertigo callosa steinheimensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/4.
Bild E. *Vertigo callosa diversidens*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/5.
Bild F. *Vertigo callosa perarmata*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63012/6.
Bild G. *Isthmia lentilii*, Teleoconch, Horizont-Probe Gc 4. – SMNS 63013.
Bild H. *Vertigo angulifera*, Teleoconch, Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63014.
Bild I. *Vertigo protracta*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 63015.


A
300µm
B
300µm
C
300µm
D
300µm
E
300µm
F
300µm
G
300µm
H
300µm
I
300µm

Tafel 10

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Carychiidae, Endodontidae

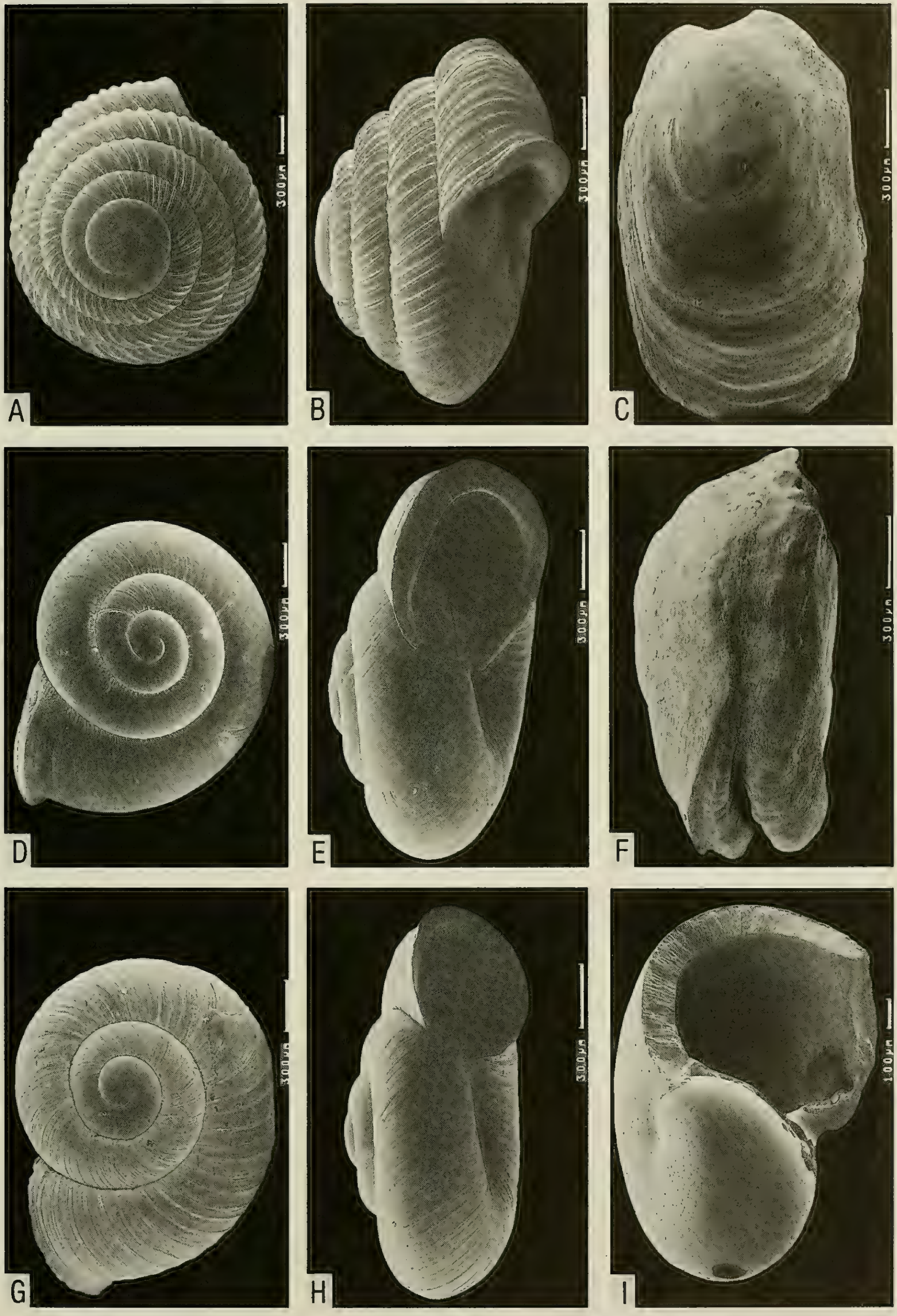
Bild A. *Carychium* sp., Teleoconch, Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63016.
Bild B–C. *Carychium suevicum*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63017.
Bild D–F. *Discus costatus*, Teleo- (apikal, lateral) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63018.
Bild G–I. *Punctum propygmaeum*, Teleo- (apikal, umbilikal) und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63019.


300µm
A
300µm
B
100µm
C
1000µm
D
300µm
E
100µm
F
300µm
G
300µm
H
100µm
I

Tafel 11

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Valloniidae, Limacidae, Milacidae, Vitrinidae

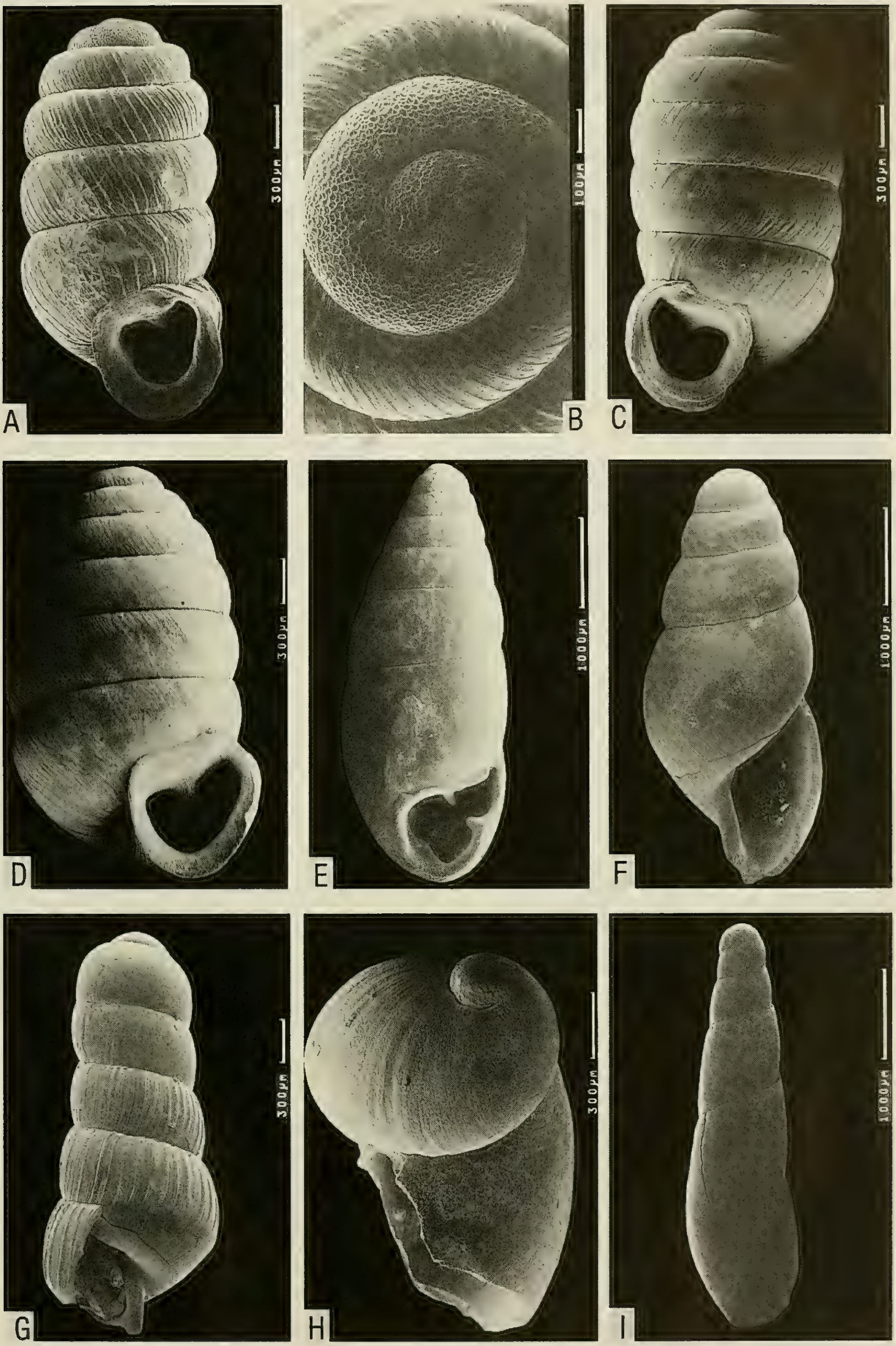
Bild A–B.	*Strobilops joossi*, Teleoconch (apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63020.
Bild C.	*Limax* sp., Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63021.
Bild D–E.	*Vallonia lepida*, Teleoconch (apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63022.
Bild F.	*Milax* sp., Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63023.
Bild G–H.	*Vallonia subcyclophorella*, Teleoconch (apikal, lateral), Horizont-Probe Gf 1. – SMNS 63024.
Bild I.	*Vitrina* sp., Protoconch, Horizont-Probe Ga 5. – SMNS 63025.


A
300µm
B
300µm
C
300µm
D
300µm
E
300µm
F
300µm
G
300µm
H
300µm
I
100µm

Tafel 12

Terrestrische Gastropoden der *kleini*-Schichten:
Pupillidae, Cochlicopidae, Clausiliidae, Succineidae, Ferussaciidae

Bild A–B. *Pupilla iratiana*, Teleo- und Protoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63026.
Bild C. *Pupilla steinheimensis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gc 3. – SMNS 63027.
Bild D. *Pupilla submuscorum*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63028.
Bild E. *Azeka tridentiformis*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63029.
Bild F. *Cochlicopa subrimata*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 2. – SMNS 63030.
Bild G. Clausilien-Apex, Horizont-Probe Ge 1. – SMNS 63031.
Bild H. *Succinea minima*, Teleoconch, Horizont-Probe Gf 5. – SMNS 63032 (beim Lösen vom REM-Teller zerbrochen).
Bild I. *Cecilioides aciculella*, Teleoconch, Horizont-Probe Ge 8- – SMNS 63033.


300μm
A
100μm
B
300μm
C
300μm
D
1000μm
E
1000μm
F
300μm
G
300μm
H
1000μm
I

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72070 Tübingen

S937
N+l

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 260	39 S., 9 Taf.	Stuttgart, 29. 5. 1998

Archaeo- und Caenogastropoda aus dem Dogger Deutschlands und Nordpolens

Archaeo- and Caenogastropoda from the Dogger of Germany and Northern Poland

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Von Joachim Gründel, Berlin

Mit 9 Tafeln

Summary

From the Dogger of Germany and northern Poland 17 species are described of the Archaeogastropoda and Caenogastropoda, partly with open nomenclature. New are 7 genera and 13 species. The Iravadiidae (Truncatelloidea), hitherto known only from Tertiary and Recent, exist already within the Jurassic.

Zusammenfassung

Aus dem Dogger Deutschlands und Nordpolens werden 17 Arten der Archaeogastropoda und Caenogastropoda beschrieben, teilweise in offener Nomenklatur. Neu sind 7 Gattungen und 13 Arten. Die bisher erst seit dem Tertiär bekannten Iravadiidae (Truncatelloidea) sind bereits im Jura vorhanden.

1. Einleitung

Von den Gastropoden des Doggers Norddeutschlands und Nordwestpolens (einschließlich der Gastropoden aus den Dogger-Geschieben) wurden vom Verfasser bisher die Vertreter der Unterklasse Heterostropha bearbeitet (Gründel 1997a, b, 1998). Aber auch von anderen Unterklassen liegt umfangreiches Material vor. Einige neue bzw. interessante Vertreter der Archaeogastropoda und Caenogastropoda werden nachfolgend beschrieben.

Die Herkunft des Materials wurde bereits in den angeführten Arbeiten angegeben. Ein bedeutender Teil stammt aus der deutschen Erzbohrung Klemmen 1/37. In Hinterpommern gelegen (nordöstlich von Stettin), gehört dieser Ort heute zu Polen und heißt jetzt Kłęby. Um ständige Wiederholungen zu vermeiden, wird die Bohrung im folgenden Text als Bohrung Kłęby 1/37 angeführt. Erstmals mit einbezogenes Material aus dem Dogger Süddeutschlands stammt aus den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München und des Naturkunde-Museums Bamberg. Für die Zugänglichmachung dieses Materials hat Verfasser den Herren Dr. Dietl (Stuttgart), Dr. Schairer (München) und Dr. Mäuser (Bamberg) herzlich zu danken.

In der Arbeit werden die folgenden Abkürzungen benutzt: AL = Außenlippe der Mündung, AR = Axialrippen, AW = Anwachslinien, Brg.(n.) = Bohrung(en), EBW = Embryonalgewinde (der im Ei gebildete Teil des Protoconchs), EW = Endwindung Adulter, G = Gehäuse, IL = Innenlippe der Mündung, KM = Kernmarsch (einer Bohrung), m v. K. = Meter vom Kopf (ab Oberkante des Kernmarsches), MW = Windungen des Teleoconchs, PS = Primärspiralen (mit Beginn der MW einsetzende S), S = Spiralen, SKS = Sekundärspiralen (später einsetzende Spiralen), Slg. = Sammlung.

2. Beschreibung

Die taxionomische Zuordnung der nachfolgend beschriebenen Gattungen erwies sich als schwierig und kann teilweise vorerst nur provisorisch erfolgen. Es bestehen derzeit noch zu große Kenntnislücken hinsichtlich der Morphologie vieler Typusarten jurassischer Gattungen, bzw. die Entwicklungslinien vieler Gruppen sind noch nicht mit ausreichender Sicherheit erkennbar. So sind Definition und Umgrenzung von Familien und höheren Einheiten teilweise noch mit Unsicherheiten behaftet. Es muß damit gerechnet werden, daß bisher nur aus dem Känozoikum bekannte Gruppen bis in den Jura zurückreichen, wie es nachfolgend für die Iravadiidae wahrscheinlich gemacht wird.

Unterklasse Archaeogastropoda Thiele 1925
Ordnung Trochomorpha Naef 1911
Familie Turbinidae Rafinesque 1815
Unterfamilie Liotiinae Adams & Adams 1854

Gattung *Frederikella* Bandel 1993

Typusart: *Brochidium cancellatum* Zardini 1978.

Frederikella axialocostata n. sp.

Taf. 1, Fig. 1–3

Holotypus: Das auf Taf. 1, Fig. 1–3 abgebildete Exemplar (SMNS 63300/1).
Locus typicus: Brg. Ückeritz 1 A/64; KM 283,5–287,0 m; 1,05 m v. K.
Stratum typicum: Obercallovium.
Derivatio nominis: Benannt nach der Ausbildung sehr zahlreicher rippenartig verstärkter AW.
Paratypus: 1 weiteres G; Brg. Ückeritz 1 A/64 (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 63300/2).

Diagnose. – G trochospiral, breiter als hoch. MW stark und gleichmäßig konvex. Windungen ganz mit ca. 16–18 S bedeckt, Nabel von einer etwas verstärkten S kantig begrenzt. AW zwischen den S rippenartig verstärkt, sehr dicht stehend, fast gerade und schwach prosoclin. Rundliche Mündung mit im columellaren Bereich verbreiterter, außen durch eine Rippe begrenzter IL.

Beschreibung. – Kleines G mit ca. 2 Teleoconch-Windungen, breiter als hoch. Fotoexemplar 0,77 mm hoch und 0,96 mm breit. Protoconch glatt, mit etwa einer Windung, im Durchmesser 0,19 mm, vom Archaeogastropoda-Typ. Die Grenze zu den MW ist scharf. Die erste MW ist sehr niedrig, fast in gleicher Höhe mit dem Protoconch, Apex daher relativ breit abgestutzt. MW stark und gleichmäßig konvex, fließend in die Basis übergehend. Sie sind von der apikalen Naht bis in die Nabelöffnung in etwa gleichen Abständen mit S bedeckt, insgesamt ca. 16–18. Die apikalen S sind etwas kräftiger als die abapikalen, alle aber schmaler als die trennenden Furchen. Die Furchen werden von zahlreichen rippenartig verstärkten AW gequert (nur bei stärkerer Vergrößerung sichtbar), die sie in kleine Abschnitte unterteilen. Sie queren die S nicht.

Basis mit deutlichem, tiefem Nabel (am fotografierten Exemplar weitgehend mit Sediment gefüllt), der außen durch eine etwas verstärkte S kantig begrenzt wird. AW fast gerade und etwas prosoclin über die Windung verlaufend. Mündung rundlich. AL gleichmäßig und kräftig konvex. IL mit winklig aufeinander stoßendem parietalen und columellaren Teil, abapikal vom Nabel verbreitert und hier außen durch eine Rippe begrenzt. Die Verbreiterung greift auf den basalen Teil des Mündungsrandes über. Der zwischen Rippe und Innenrand liegende Bereich ist etwas vertieft.

Beziehungen. – Die Typusart der Gattung, *F. cancellata* (obere Trias), ist im Verhältnis zur Höhe breiter, die Nähte sind stärker eingetieft, der Nabel ist weiter und es fehlt anscheinend die Verbreiterung des columellaren Teils der IL.

Vorkommen: Obercallovium.

Gattung *Klebyella* n. g.

Typusart: *Klebyella striatocostata* n. sp.
Derivatio nominis: Nach der Brg. Kłęby 1/37, aus der der Holotypus der Typusart stammt.

Diagnose. – Kleinwüchsig, fast planspiral mit planer Dorsalseite und weitem, flachem Nabel ohne besondere Abgrenzung gegen die Basis. MW rundlich, nur in einem schmalen Bereich miteinander verbunden, bedeckt mit einer Skulptur aus Spiralen und sehr dicht stehenden, rippenartig verstärkten AW. Mündung rund.

Beziehungen. – Von *Frederikella* unterscheidet sich die neue Gattung vor allem durch das (fast) planspiral aufgerollte G und durch die kräftigeren collabralen AR.

Klebyella striatocostata n. sp.

Taf. 1, Fig. 4–7

v 1975 *Coelodiscus*? sp. – GRÜNDEL, S. 778; Taf., Bilder 15–16; Abb. 2.

Holotypus: Das auf Taf. 1, Fig. 4–7 abgebildete Exemplar (X 4630; Original zu GRÜNDEL 1975.
Locus typicus: Brg. Kłęby 1/37; KM 243,9–244,8 m.
Stratum typicum: Oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium.
Derivatio nominis: Nach der aus Spiralen und Axialrippen bestehenden Skulptur.
Material: Es ist nur der Holotypus bekannt.

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung, deren bisher einzige Art *K. striatocostata* ist.

Beschreibung. – G fast planspiral. Dorsalseite ohne Spira, mit einander nur berührenden Windungen, getrennt durch eingetiefte Nähte. Nabelseite mit weitem Nabel, die letzte Windung verdeckt die vorangegangenen teilweise. G viel breiter als hoch, mit einer reichlichen MW; 0,41 mm hoch und 0,83 mm breit. Protoconch aus ca. 1 Windung bestehend, glatt, mit geradem Mündungsrand, 0,22 mm im Durchmessser und vom Archaeogastropoda-Typ.

MW im Querschnitt rund, nur im Berührungsbereich mit der vorangegangenen Windung etwas abgeflacht. Sie sind anfangs nur mit dicht stehenden, sehr zahlreichen collabralen AR skulpturiert, etwa gerade und orthoclin. Bald setzen sich verstärkende S ein, die die gesamte Windung bedecken (einschließlich der Nabelöffnung). Am Mündungsrand sind es insgesamt ca. 25. Die Zwischenräume sind breiter als die S. Zwei S, eine auf der Ober- und eine auf der Unterseite gelegen, werden kräftiger als die anderen. Sie kanten aber den Windungsumriß nur wenig. Zwischen ihnen sind die S besonders zahlreich, aber auch besonders schwach. Die AR queren die S nicht. Eine den Nabel begrenzende Rippe oder ein Wulst fehlen. Die runde Mündung ist mit der vorangegangenen Windung nur in einem schmalen Bereich verbunden. Die AW laufen wohl den AR parallel.

Vorkommen: Unter- bis Mittelcallovium.

Ordnung ?Patellida v. Ihering 1876
Familie Symmetrocapulidae Wenz 1938

Gattung *Symmetrocapulus* Daqué 1933

Typusart: *Symmetrocapulus rugosa* (Sowerby 1816).

Symmetrocapulus cancellatina n. sp.

Taf. 1, Fig. 8–10; Taf. 2, Fig. 1–3

v 1977 *Symmetrocapulus* sp. – Gründel, S. 187, Taf. 1, Bilder 1–2; Abb. 1.

Holotypus: Das auf Taf. 1, Fig. 8–10 und Taf. 2, Fig. 1–3 abgebildete Exemplar (BGR, X 9589).
Locus typicus: Brg. Kłęby 1/37; KM 244,8–245,7 m.
Stratum typicum: Oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium.
Derivatio nominis: lat. cancelli – Gitter, nach der Skulptur aus sich kreuzenden konzentrischen und radialen Rippen.
Paratypen: 2 weitere Exemplare; Brg. Kłęby 1/37 (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin)

Diagnose. – Protoconch mit V-förmigen Rippen skulpturiert. G im Umriß langgestreckt-oval mit abgestutztem Vorder- und breit gerundetem Hinterrand. Konzentrische und radiale Rippen etwa von gleicher Stärke, die konzentrischen dominieren etwas. Die Schalenoberfläche wird durch sie in zahlreiche eingetiefte Rechtecke zerlegt.

Beschreibung. – Das napfförmige G hat langovalen Umriß mit fast parallelen Seitenlinien, breit gerundetem hinteren und abgestutztem vorderen Rand (in der Ansicht von oben). In der Seitenansicht ist es hoch und unsymmetrisch gewölbt. Der höchste Punkt liegt am Beginn des mittleren Schalendrittels. Von hier fällt die Umrißlinie relativ steil und konkav nach vorn, in einem gleichmäßig konvexen Bogen nach hinten ab. Das abgebildete Exemplar, randlich etwas unvollständig, ist 1,97 mm lang und 1,27 mm breit, seine Höhe beträgt 1,16 mm.

Unter dem höchsten Punkt des G, nach vorn verschoben und seitlich abgewinkelt, liegt der Protoconch. Er besteht aus mehr als einer Windung und öffnet sich trompetenförmig nach hinten, wo er gegen die Adultschale durch einen nicht sehr deutlich markierten Mündungsrand abgesetzt ist. Seine Größe beträgt etwa 0,2 mm. Er ist in seinem inneren Teil durch eine Folge V-förmiger Rippen skulpturiert, die etwas unregelmäßig verlaufen und teilweise unterbrochen sind. Der zuletzt gebildete Bereich des Protoconchs ist weitgehend glatt.

Die Skulptur der Adultschale setzt kurz nach Abschluß des Protoconchs ein. Sie besteht aus einem System etwa gleich starker, sich kreuzender, konzentrischer und radialer Rippen, wobei die konzentrischen Rippen etwas stärker sind. Die Schalenoberfläche wird dadurch in zahlreiche eingetiefte Rechtecke zerlegt. Die Kreuzungsstellen beider Systeme sind im zentralen Schalenteil nicht höckrig verdickt. Nahe dem Schalenrand drängen sich die konzentrischen Elemente, hier wird auch eine Höckerung der Kreuzungsstellen erkennbar.

Beziehungen. – Die in der Skulptur ähnliche *S. rugosa* (Sow. 1816) (Typusart, Bajocium-Bathonium) ist sehr viel größer (mehrere Zentimeter), im Umriß eher breitoval mit konvexen Seitenlinien, mit gleichmäßig gerundetem Vorderrand.

Vorkommen: (Höheres) Bathonium bis Mittelcallovium.

Unterklasse Caenogastropoda Cox 1959
Ordnung ?Cerithiimorpha Golikov & Starobogatov 1975

Gattung *Prisciophora* Schröder 1995

Typusart: *Cerithium beyschlagi* Wollemann 1903.

Prisciophora n. sp.
Taf. 9, Fig. 3–8

Material: 1 G; Brg. Kłęby 1/37 (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin).

Beschreibung. – Das vorliegende Exemplar ist 0,73 mm hoch und 0,47 mm breit. Es besteht aus reichlich 4 Windungen, die schnell an Breite zunehmen. G breit, mit eingetieften Nähten. Das EBW besteht aus reichlich 1,5 Windungen (Durchmesser 0,17 mm), anfangs glatt, auf der letzten halben Windung mit einer S unter der apikalen Naht und einer folgenden breiten Furche. In dieser sind undeutlich axiale Strukturen erkennbar.

Das Larvalstadium beginnt mit der Ausbildung von deutlichen AR. Etwa gleichzeitig mit diesen setzen zwei S ein. Die apikale S liegt etwa auf halber Windungshöhe (sie kantet den Windungsumriß etwas), die gleichstarke abapikale S dicht über der Naht. Der apikale Windungsbereich konvergiert stark gegen den Apex (Seitenansicht), der Bereich zwischen beiden S steht fast senkrecht. Die AR (etwa 20 pro Windung) sind schmal und hoch, mit mehrfach breiteren Zwischenräumen. Sie verlaufen fast gerade von Naht zu Naht und sind zwischen beiden S am höchsten. An der abapikalen S biegen sie scharf nach vorn um und klingen dann rasch aus. Die apikale S wird von ihnen schwach gehöckert.

Die Grenzspirale ist kräftig und wird von den AR nicht erreicht. Auf der mäßig konvexen Basis folgt eine weitere etwas schwächere S. AW sind nicht erkennbar. Die gesamte Schalenoberfläche ist mit einer feinen Mikroskulptur bedeckt, bestehend aus zahlreichen in Spiralen angeordneten, kleinen Knoten. Die Mündung ist rundlich mit kurzem, aber deutlichem abapikalen Ausguß. Die IL ist im columellaren Bereich etwas verbreitert und umgeschlagen.

Bemerkungen. – Das beschriebene Exemplar entspricht in Größe, Gestalt und prinzipieller Skulpturausbildung dem Protoconch der *Prisciophora beyschlagi* (WOLLEMANN) i. S. von SCHRÖDER 1995 (Apt/Alb). Es ist wohl ein komplettes Larvenstadium, die Mündung zeigt bereits die für den Teleoconch charakteristische Ausbildung. Die taxionomische Stellung von Prisciophora ist noch unklar (Cerithiimorpha oder Littorinimorpha).

Vorkommen: Unter-/Mittelcallovium.

Ordnung Littorinimorpha GOLIKOV & STAROBOGATOV 1975
Überfamilie Truncatelloidea GRAY 1840
Familie Rissoidae GRAY 1847

Gattung *Buvignieria* COSSMANN 1921

Typusart: *Rissoina unicarina* BUVIGNIER.

Buvignieria calloviana n. sp.

Taf. 2, Fig. 4–8

Holotypus: Das auf Taf. 2, Fig. 4 abgebildete Exemplar (SMNS 63301).
Locus typicus: Brg. Ückeritz 1/64; KM 339,0–343,5 m; 3,7 m v.K.
Stratum typicum: Mittelcallovium.
Derivatio nominis: Nach dem Auftreten im Callovium.
Paratypus: 1 weiteres G; Brg. Rogätz 11/62 (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 63302).

Diagnose. – G relativ breit. Kiel der MW auf halber Windungshöhe oder etwas darüber gelegen. Windungen mit ca. 12–13 kräftigen AR, die vom Kiel gehöckert werden und auf der EW abschwächen. Basis mit kräftiger Grenzspirale und einer weiteren nur wenig schwächeren S. MW vollständig mit einer aus zahlreichen feinen Striae bestehenden Mikroskulptur bedeckt.

Beschreibung. – G relativ breit. Ein adultes G ist 3,2 mm hoch und 2,0 mm breit und hat 6,5 Windungen (einschließlich dem Protoconch). Apex zugespitzt. Der Protoconch umfaßt knapp 3,5 Windungen, er ist ca. 0,52 mm hoch und 0,58 mm breit. Die Grenze zum Teleoconch ist deutlich durch Ausbildung der ersten geraden AR. Die erste Windung des Protoconchs ist anscheinend glatt. Dann werden direkt unter der apikalen Naht längsgestreckte, stark opisthocline Knoten gebildet. Auf den beiden abapikalen Dritteln des sichtbaren Windungsteils erscheinen zahlreiche prosocline, schwach parasigmoidal gebogene AR, die im untersten Teil meist unterbrochen sind. Zwischen ihnen und der apikalen Höckerreihe sind unregelmäßig verstreute kleine Pusteln ausgebildet. Auf der letzten halben Windung sind schnell kräftiger werdende opisthocline, deutlich parasigmoidal gebogene AR ausgebildet. Sie werden von den bereits genannten Skulpturelementen ohne Höckerbildung gequert.

Die MW werden durch eine kräftige etwas oberhalb der halben Höhe gelegene S gekielt. Die Nähte sind deutlich. Der apikal vom Kiel gelegene Windungsteil ist stark zum Apex geneigt, der abapikale steht fast senkrecht mit geraden Seitenlinien.

Es werden kräftige weitständige und etwa orthocline AR gebildet, die den Kiel höckern. Sie werden im Kielbereich am höchsten. Auf der 1. MW sind ca. 12–13 AR ausgebildet. Sie schwächen sich auf der Endwindung deutlich ab, werden flach und undeutlich bei gleichzeitiger Drängung. Windung und Basis sind dicht mit zahlreichen feinen Striae bedeckt (nur bei guter Erhaltung erkennbar), welche die AR ohne Höckerung queren. Auf der letzten Windung sinkt die Naht stark ab, die kräftige Grenzspirale wird sichtbar. Die AR queren diese unter Abschwächung. Der Mundsaum Adulter steigt wieder bis zur Grenzspirale an.

Imperforate Basis konvex. Grenzspirale sehr kräftig. Auf der Basis ist eine weitere nur wenig schwächere S ausgebildet. AW undeutlich, wohl den AR parallel. Die AR sind im Bereich zwischen dieser S und der Grenzspirale undeutlich oder fehlen ganz. Mündung breitoval, apikal nur wenig zugespitzt, abapikal gerundet. Die AL Adulter ist stark konvex und kräftig wulstig verdickt. Die IL ist schwach und gleichmäßig konkav. Die wulstige Randverdickung erfaßt noch ihren columellaren Teil.

Bemerkungen. – Von der Typusart der Gattung ist die Ausbildung des Protoconchs unbekannt (GRÜNDEL 1997). Die Gemeinsamkeiten in der Gehäusemorphologie sind so weitgehend, daß die hier beschriebene Art bis zum Gegenbeweis als kongenerisch mit der Typusart von *Buvignieria* angesehen wird. Zur gleichen Gattung gehören die Arten, die GRÜNDEL (1977) als sp. 4 und SCHRÖDER (1995) als *Dicroloma subpunctata* (MÜNSTER) (siehe auch bei dieser Art) beschrieben haben.

Beziehungen. – *B. unicarina* (Neubeschreibung durch GRÜNDEL 1997: 97, Taf. 6, Fig. 10–12) ist oft schlanker, der Kiel liegt unter der halben Höhe, zwischen ihm und der apikalen Naht werden 2 SKS angelegt, auf der Basis sind außer der Grenzspirale weitere 5–6 S ausgebildet.

Vorkommen: Mittel- bis Obercallovium.

Familie Iravadiidae THIELE 1928

Die beiden nachfolgend beschriebenen Arten werden vor allem wegen der Ausbildung des Protoconchs zu den Iravadiidae gestellt: Skulpturlos, anfangs fast planspiral aufgerollt, dann die Windungen sehr rasch an Höhe gewinnend, Grenze zum Teleoconch unscharf. Diese Ausbildung entspricht weitgehend dem Typ, den PONDER (1984) für die Iravadiidae beschrieben hat. Er weicht stark von dem der *Rissoina*-Arten ab, die GRÜNDEL (1975) aus dem Dogger bekannt gemacht hat (Taf. 2, Fig. 9). Bestätigt sich diese Zuordnung, dann ist auch für die bisher erst bis ins Tertiär zurück verfolgbaren Iravadiidae eine wesentlich längere Lebenszeit nachgewiesen.

Gattung *Ceratia* H. & A. ADAMS 1852

Typusart: *Rissoa proxima* FORBES & HANLEY 1850.

Ceratia? *striatissima* n. sp.

Taf 3., Fig. 1–4

Holotypus: Das auf Taf. 3, Fig. 1 abgebildete Exemplar (SMNS 63304).
Locus typicus: Brg. Ückeritz 1 A/64; KM 412,5–413,5 m; 0,4–0,7 m v.K.
Stratum typicum: Bathonium.
Derivatio nominis: lat. striatissimus – dicht gestreift; nach der sehr feinen Spiralskulptur.
Paratypen: 18 Exemplare; Brg. Ückeritz 1 A/64 (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 63305/1-18).

Diagnose. – Glatter Protoconch mit ca. 3 Windungen, die ersten 1,5 Windungen sind fast planspiral aufgerollt. MW mit schwacher Konkavität (Seitenumriß) unter der apikalen Naht, angedeuteten collabralen AR und mit sehr zahlreichen feinen S, die auch die Basis bedecken. Basis mit Nabelperforation. IL im konkaven columellaren Bereich etwas abgelöst.

Beschreibung. – Ein G ist 1,35 mm hoch und 0,77 mm breit mit 4,5 Windungen. Der Protoconch umfaßt ca. 3 Windungen und ist gegen die MW nicht deutlich abgegrenzt. Er ist 0,43 mm hoch bei einem Durchmessser von ca. 0,44 mm. Die ersten 1,5 Windungen sind fast planspiral aufgerollt, dann nehmen die Windungen schnell an Höhe zu. Apex dadurch abgeplattet. Eine Skulptur ist nicht erkennbar.

MW deutlich konvex, mit eingetieften Nähten. Unter der apikalen Naht bildet sich ein schwach konkaver Bereich aus. Die Skulptur besteht aus einzelnen etwas verstärkten AW. Diese verlaufen im apikalen Bereich schwach opisthocyrt, im weiteren Verlauf schwach prosocyrt und biegen erst nahe der Basismitte stärker nach hinten um. Durch flache, unscharfe Anschwellungen werden ganz schwache collabrale AR angedeutet. Die Windungen sind einschließlich der Basis dicht mit zahlreichen (mehr als 70) schwachen, etwa gleich starken und etwas wellig verbogenen S bedeckt, die durch breitere Zwischenräume getrennt werden.

Basis stark konvex, nicht abgesetzt, ohne betonte Grenzspirale. Eine kleine Nabelritze ist ausgebildet. Die Mündung ist langoval. Die IL ist etwa ebenso stark und gleichmäßig konkav wie die AL konvex ist. Eine Verdickung des AL-Randes läßt sich nicht erkennen, es liegen aber wahrscheinlich nur nicht ausgewachsene Exemplare vor. IL im columellaren Bereich abgelöst, aber nicht verbreitert.

Vorkommen: Bathonium.

Gattung *Bralitzia* n. g.

Typusart: *Bralitzia foersteri* n. sp.
Derivatio nominis: Nach dem Geschiebe-Fundort Bralitz.

Diagnose. – Protoconch glatt, anfangs fast planspiral aufgerollt, Windungen dann schnell an Höhe gewinnend. Grenze zum Teleoconch unscharf. MW konvex, mit angedeuteter Konkavität unter der apikalen Naht. Die Skulptur besteht aus parasigmoidal geschwungenen AR, die im Verlauf der Ontogenese abgeschwächt werden und z. T. nur auf den ersten MW erkennbar sind. Spiralen fehlen. Mündung oval und ohne abapikalen Ausguß.

Beziehungen. – Innerhalb der Iravadiidae ist die Gattung durch die Ausbildung parasigmoidal gebogener AR bei gleichzeitigem Fehlen einer Spiralskulptur gekennzeichnet.

Bralitzia foersteri n. sp.
Taf. 3, Fig. 5–10

Holotypus: Das auf Taf. 3, Fig. 5–6 abgebildete Exemplar (SMNS 63306/1).
Locus typicus: Geschiebe von Neppermin auf Usedom.
Stratum typicum: Callovium.
Derivatio nominis: Zu Ehren des Sammlers L. Förster, Malente.
Paratypen: 3 G aus Geschieben (Neppermin, Bralitz; Slg. Förster) und der Brg. Liepe 1/64 (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 63306/2–3 sowie SMNS 63307).

Diagnose. – Protoconch und G-Gestalt wie bei der Gattung. Windungen des Teleoconchs mit zahlreichen collabralen, parasigmoidalen AR. Sie schwächen sich im Verlauf der Ontogenese ab und sind auf der letzten Windung kaum noch erkennbar.

Beschreibung. – Größtes G 4,0 mm hoch und 1,6 mm breit mit ca. 8,5 Windungen. Der Protoconch umfaßt ca. 3 Windungen und ist gegen die MW nicht scharf abgegrenzt. Er ist ca. 0,3 mm breit und 0,37 mm hoch. Die erste Windung ist fast planspiral aufgerollt, dann nimmt die Windungshöhe rasch zu. Die Windungen sind konvex und skulpturlos.

MW deutlich konvex mit eingetieften Nähten und angedeuteter Konkavität unter der apikalen Naht. Die Skulptur besteht aus ca. 25 pro Windung parasigmoidal gebogenen und etwas opisthoclinen AR. Sie sind schmaler als ihre Zwischenräume und im apikalen Teil am kräftigsten. Unter Rückwärtsbiegung gehen sie auf die Basis und klingen hier aus. Eine Spiralskulptur fehlt. Im Verlauf der Ontogenese schwächen die AR ab, werden seitlich unscharf und sind nur noch als schwache Anschwellungen erkennbar oder verlieren sich ganz unter einzelnen verstärkten AW.

Basis konvex, imperforat, nicht abgesetzt und nach Ausklingen der AR skulpturlos. Die AW verlaufen den AR parallel und sind nahe dem Basiszentrum deutlich rückwärts gebogen. Die ovale Mündung ist apikal etwas zugespitzt, abapikal gerundet und ohne Ausguß. Die gleichmäßig konvexe AL ist abapikal entsprechend dem Verlauf der AW etwas vorgezogen. Die IL ist gleichmäßig und fast ebenso stark konvex, im columellaren Teil kaum abgelöst und nicht verbreitert.

Vorkommen: Unter- bis Mittelcallovium.

Ordnung Ptenoglossa Gray 1853
Überfamilie Zygopleuroidea Wenz 1938
Familie Zygopleuridae Wenz 1938

Gattung *Zygopleura* Koken 1892

Typusart: *Turritella hybrida* v. Münster 1841.

Zygopleura? jurassica n. sp.
Taf. 4, Fig. 1–5

Holotypus: Das auf Taf. 4, Fig. 1–5 abgebildete Exemplar (BGR, X 9590).
Locus typicus: Brg. Kłęby 1/37; KM 260,5–261,0 m.
Stratum typicum: (Höheres) Bathonium.
Derivatio nominis: Nach dem Auftreten im Jura.
Paratypen: 24 Exemplare; Brg. Kłęby 1/37 (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin).

Diagnose. – Protoconch schneller an Breite zunehmend (größerer Öffnungswinkel) als der Teleoconch. Die apikalen Knoten liegen auf einer Leiste und sind nur wenig verlängert. G für die Gattung breit und gedrungen.

Beschreibung. – G hoch-turmförmig, für die Gattung gedrungen. Holotypus 3,51 mm hoch und 1,65 mm breit mit reichlich 7 Windungen. Protoconch mit gerundetem Apex, da die ersten Windungen niedriger sind als die folgenden. Er besteht aus ca. 4 Windungen, die Grenze zum Teleoconch ist nicht sehr deutlich. Seine Windungen nehmen schneller an Breite zu als die Windungen des Teleoconchs, sind gerundet mit eingetieften Nähten, gegen Ende nimmt die Konvexität ab. Die Skulptur besteht aus einer mit Knoten besetzten Leiste direkt unter der apikalen Naht. Die Knoten sind abapikalwärts etwas verlängert und schräg nach hinten gerichtet.

Windungen des Teleoconchs nur allmählich an Höhe und Breite gewinnend, konvex, mit deutlich eingetieften Nähten. Die Endwindung nimmt weniger als die Hälfte der Gesamthöhe ein. Der Teleoconch ist ohne Skulptur. Die stark konvexe Basis geht fließend in den sichtbaren Windungsteil über. Eine kleine Nabelritze ist ausgebildet. Auch die Basis ist ohne Skulptur. Die AW verlaufen auf dem sichtbaren Windungsteil orthoclin und schwach opisthocyrt, auf der Basis prosocyrt. Die Mündung ist breit tropfenförmig mit apikaler Zuspitzung und abapikaler Rundung. AL stark und gleichmäßig konvex. IL mit stumpfwinklig aufeinanderstoßendem parietalen und columellaren Teil, im columellaren Bereich schwach abgelöst.

Bemerkungen. – NÜTZEL (1998) faßt triassische Arten mit der zygopleuriden Knotenskulptur auf dem Protoconch, aber fehlenden AR auf dem Teleoconch in seiner neuen Gattung *Azyga* zusammen. Dieser Diagnose entspricht die jurassische Art, die nach Erlangen der nomenklatorischen Gültigkeit von *Azyga* der neuen Gattung zuzuweisen ist.

Beziehungen. – Gegenüber den bekannten triassischen Arten ist das G breiter und gedrungener.

Vorkommen: Bathonium.

Gattung *Erratopleura* n. g.

Typusart: *Erratopleura piehli* n. sp.

Derivatio nominis: Nach dem Vorkommen in Geschieben mit der innerhalb der Familie häufigen Endung „-pleura“.

Diagnose. – Protoconch mit apikaler Knotenreihe. Skulpturlose Teleoconchwindungen durch sehr schräge Nähte rasch an Höhe gewinnend, letzte Windung mehr als die halbe Gesamthöhe einnehmend. Ausbildung einer Konkavität unter der apikalen Naht. AW sigmoidal gebogen. IL im columellaren Bereich etwas umgeschlagen.

Beziehungen. – Die Unterschiede zu *Pommerozygia* siehe bei dieser. Von der nomenklatorisch noch nicht gültigen Gattung *Azyga* NÜTZEL (siehe bei *Zygopleura? jurassica*) unterscheidet sich *Erratopleura* durch die in der Diagnose angeführten Merkmale.

Erratopleura piehli n. sp.

Taf. 4, Fig. 6–9

Holotypus: Das auf Taf. 4, Fig. 6–9 abgebildete Exemplar (SMNS 63308).

Locus typicus: Geschiebe von der Insel Gristow (Chrzaszczewska).

Stratum typicum: Oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium.

Derivatio nominis: Zu Ehren des Sammlers Herrn A. PIEHL, Lauenburg.

Paratypen: 51 Exemplare aus Geschieben von Gristow und Althüttendorf (Slg. ST. SCHNEIDER, Berlin).

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung, deren bisher einzige Art *E. piehli* ist.

Beschreibung. – G hoch-turmförmig, schlank. Der Holotypus ist 3,24 mm hoch und 1,27 mm breit und besteht aus reichlich 7 Windungen. Der Apex ist gerundet, da die ersten Windungen niedriger sind als die folgenden. Der Protoconch besteht aus ca. 3,5 Windungen. Er ist etwa 0,5 mm hoch bei einem Durchmesser von ca. 0,6 mm. Die Grenze zum Teleoconch ist nicht eindeutig zu fassen und liegt wohl am Beginn der Ausbildung deutlicher AW. Die Windungen des Protoconchs sind konvex, die Stärke der Krümmung nimmt gegen Ende ab. Der Protoconch ist skulpturlos mit Ausnahme einer Reihe schräg nach unten und hinten verlängerter Knoten direkt unter der apikalen Naht. Sie werden auf der 3. Windung undeutlich.

Die MW sind anfangs niedrig und deutlich breiter als hoch. Durch starkes Absinken der schrägen Nähte nehmen sie rasch an Höhe zu. Die letzte Windung ist etwas höher als die Hälfte der Gesamthöhe. Die Windungen sind schwach konvex, die Nähte wenig markiert. Es erfolgt die Ausbildung einer sich verstärkenden apikalen Konkavität (Seitenumriß). Eine Skulptur fehlt. Die stark konvexe, imperforate Basis ist nicht abgesetzt. AW insgesamt etwas prosoclin, direkt unter der apikalen Naht prosocyrt, auf dem Hauptteil des sichtbaren Windungsbereiches opisthocyrt, im Übergang zur Basis und auf dieser wieder prosocyrt und nahe der Basismitte stark rückwärts gebogen. Mündung tropfenförmig mit apikaler Zuspitzung und abapikaler Rundung. AL gleichmäßig konvex. IL etwas geschwungen-konkav, im columellaren Teil schwach verbreitert und umgeschlagen.

Vorkommen: Callovium.

Familie ?Zygopleuridae WENZ 1938

Gattung *Pommerozygia* n. g.

Typusart: *Pommerozygia ueckeritzensis* n. sp.
Derivatio nominis: Nach dem Fundgebiet Pommern.

Diagnose. – Protoconch ohne erkennbare Knotenskulptur. Skulpturlose Teleoconchwindungen durch schräge Nähte rasch an Höhe gewinnend. Ausbildung einer schwachen Konkavität unter der apikalen Naht. AW auf dem sichtbaren Windungsteil schwach opisthocyrt (fast gerade), auf der Basis schwach prosocyrt. IL abapikal durch Ausbildung eines flachen Kanals abgestutzt. Ausbildung eines breiten, den Nabel verdeckenden Callus.

Bemerkungen. – Die fehlende Beknotung des Protoconchs und die Ausbildung eines breiten Callus auf der Basis sind für die Zygopleuridae bisher unbekannte Merkmale. Andererseits bestehen in der Gesamtmorphologie des G viele Gemeinsamkeiten mit *Erratopleura.* Die Gattung wird mit Vorbehalt den Zygopleuridae zugewiesen.

Beziehungen. – *Erratopleura* weicht durch die deutliche Knotenskulptur des Protoconchs, schlankeres G, stärker geschwungene AW und fehlenden Callus ab.

Pommerozygia ueckeritzensis n. sp.

Taf. 5, Fig. 1–5

Holotypus: Das auf Taf. 5, Fig. 1–5 abgebildete Exemplar (BGR, X 9591).
Locus typicus: Brg. Kłęby 1/37; KM 279,25–281,0 m.
Stratum typicum: Oberes Unter- bis Oberbathonium.
Derivatio nominis: Hergeleitet von der Bohrung Ückeritz 1/64.
Paratypen: 3 G aus den Brgn. Kłęby 1/37 und Ückeritz 1/1A/64 (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin).

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung, deren bisher einzige Art *P. ueckeritzensis* ist.

Beschreibung. – G ziemlich breit und gedrungen. Der Holotypus ist 2,71 mm hoch und 1,49 mm breit mit insgesamt reichlich 5 Windungen. Der Apex ist abgestutzt, da die ersten Windungen deutlich niedriger als die folgenden sind. Der Protoconch besteht aus ca. 3 Windungen, die Grenze zum Teleoconch ist nicht eindeutig zu fassen. Er ist ca. 0,55 mm hoch und etwa ebenso breit. Seine Windungen sind konvex mit eingetieften Nähten. Eine Knotenskulptur ist nicht erkennbar. Auch der Teleoconch ist skulpturlos. Die MW sind anfangs niedrig, nehmen durch schräge und absinkende Nähte schnell an Höhe zu. Sie sind konvex, die Nähte deutlich eingesenkt. Unter der apikalen Naht bildet sich eine schmale, flache Konkavität (Seitenansicht).

Die stark konvexe, imperforate Basis ist nicht abgesetzt. Mündung tropfenförmig mit apikaler Zuspitzung und stark sowie unsymmetrisch konvexer AL. IL mit stumpfwinklig aufeinander stoßendem parietalen und columellaren Teil, insgesamt deutlich schwächer konkav als die AL konvex. Die Columella endet abapikal in einem Absatz am Rande eines angedeuteten abapikalen Ausgusses. Ein breiter, halbmondförmiger Callus zieht sich vom Nabelbereich (der verdeckt wird) bis zur Mitte des abapikalen Mündungsrandes. Außen wird er durch einen Absatz begrenzt. Die AW verlaufen auf dem sichtbaren Windungsteil durch geringe apikale Vorwärtsbiegung schwach opisthocyrt, dann fast gerade und auf der Basis durch verstärkte Rückwärtsbiegung prosocyrt.

Vorkommen: Bathonium.

Überfamilie Cerithiopsoidea H. & A. ADAMS 1853

Cerithiopside Protoconche

Beschreibung. – Aus der Brg. Kłęby 1/37; KM 242,3–243,9 m (oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium) stammt ein Protoconch, bestehend aus mehr als 5 Windungen (die Spitze ist abgebrochen) (Taf. 5, Fig. 6). Er ist 1,04 mm hoch und 0,64 mm breit. Die Skulptur besteht aus 2 S. Die apikale S ist etwas kräftiger als die abapikale und etwa auf halber Windungshöhe gelegen, sie kantet den Windungsumriß. Die abapikale S liegt nur wenig über der abapikalen Naht. Der Windungsbereich zwischen beiden S steht fast senkrecht. Der Bereich zwischen apikaler Naht und apikaler S ist stark in Richtung Apex geneigt. Es sind schmale, aber recht kräftige AR ausgebildet, mit mehrfach breiteren Zwischenräumen. Sie verlaufen opisthocyrt, der abapikal von der oberen S gelegene Bereich ist deutlich nach vorn gebogen. Sie höckern die obere S und enden an der unteren. Auf der letzten erhaltenen Windung werden die AR höher und breiter, die Abstände zwischen ihnen größer. Gleichzeitig werden beide S undeutlich. Die Basis ist schwach konvex, auf die kräftige Grenzspirale folgt eine weitere nur wenig schwächere S.

Eine Anzahl ähnlicher Protoconche befinden sich im Material des Naturkundemuseums Bamberg (Taf. 5, Fig. 7). Sie stammen von Pünzendorf bei Bamberg, als Fundhorizont ist Dogger epsilon bis zeta (Bathonium bis Callovium) angegeben. Ein Protoconch ist bei Ausbildung von ca. 7 Windungen 1,15 mm hoch und 0,54 mm breit. Bei großer allgemeiner Ähnlichkeit mit dem Exemplar aus der Brg. Kłęby ist diese Art schlanker, die apikale S ist noch tiefer gelegen und kielt den Windungsumriß stärker, die Nähte sind tiefer eingesenkt. Beide S bleiben auch auf der letzten Windung deutlich.

Bemerkungen. – Sehr ähnliche Protoconche sind von jüngeren Vertretern der Cerithiopsoidea bekannt, z. B. von *Tembrockia* (GRÜNDEL 1980, NÜTZEL 1998). Die Zugehörigkeit zu dieser Überfamilie ist wenig zweifelhaft. Die Cerithiopsoidea sind nach ihrem ersten Nachweis im Jura (GRÜNDEL 1977, 1980) zu diesem Zeitpunkt auf der Gattungsebene anscheinend bereits stärker differenziert als bisher bekannt.

Ordnung „Meta-Mesogastropoda“

Dieser von BANDEL mehrfach benutzte Begriff (z. B. 1993) ist noch nicht exakt definiert. Er dient zur Zusammenfassung von Überfamilien, die taxionomisch zwischen den Littorinimorpha und den Neomesogastropoda einzuordnen sind. Er wird hier als Provisorium verwendet, um die gewisse Sonderstellung der folgenden Überfamilien zum Ausdruck zu bringen.

Überfamilie ?Purpurinoidea ZITTEL 1895

Gattung *Tripartella* n. g.

Typusart: *Tripartella compacta* n. sp.

Derivatio nominis: lat. tripartitus – dreigeteilt, nach den drei unterschiedlich skulpturierten Bereichen des G.

Diagnose. – Protoconch mit ca. 2,5 Windungen, glatt, trochospiral und skulpturlos. 1. MW sich stark verbreiternd, mit breiter abapikaler Spiralfurche. Dann setzen anfangs weitständige axiale Furchen ein, zwischen denen mehrere S ausgebildet werden. Die Furchenabstände werden kontinuierlich verringert bis zur Bildung von AR, getrennt durch etwas breitere Zwischenräume. Die letzte MW hat ein Gitterwerk von S und AR. Eine Mikroskulptur aus feinen spiralen Striae ist ausgebildet. Konvexe Basis mit weiteren S. Breitovale Mündung ohne abapikalen Ausguß. IL im Nabelbereich verbreitert und den Nabel verdeckend.

Bemerkungen. – Die Zuweisung zu den Purpurinoidea ist provisorisch und begründet durch ähnliche Gestalt und Skulptur der letzten MW.

Tripartella compacta n. sp.

Taf. 8, Fig. 1–5

Holotypus: Das auf Taf. 8, Fig. 1–5 abgebildete Exemplar (SMNS 63314/1).

Locus typicus: Brg. Ückeritz 1A/64; KM 283,5–287,0 m; 0,75–1,0 m v. K.

Stratum typicum: Obercallovium.

Derivatio nominis: lat. compactus – gedrungen, nach der Grundform des G.

Paratypus: 1 G; Brg. Ückeritz 1/64 (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 63314/2).

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung, deren einzige bisher bekannte Art *T. compacta* ist.

Beschreibung. – G im Umriß breit-eiförmig mit stark gerundeter letzter Windung. Der Holotypus ist 2,72 mm hoch und 1,96 mm breit und umfaßt knapp 5,5 Windungen. Protoconch mit etwa 2,5 glatten, gerundeten und trochospiralen Windungen. Sein Durchmesser beträgt 0,36 mm, seine Höhe 0,22 mm. Er endet mit einer meist deutlichen Wachstumsunterbrechung.

Die 1. MW wird sehr schnell breiter (Dorsal- und Seitenansicht) und hat mehr oder weniger deutliche AW. Diese sind direkt unter der apikalen Naht auf kurze Erstreckung opisthocyrt, dann prosocyrt und verlaufen abapikalwärts auf dem größten Teil der sichtbaren Windung etwa gerade und schwach prosoclin. Unter der apikalen Naht entsteht eine schmale Rampe. Über der abapikalen Naht wird eine breite und tiefe Spiralfurche gebildet. Die ganze Oberfläche ist mit einer Mikroskulptur aus vielen feinen spiralen Striae bedeckt.

Die folgenden MW sind stärker und gleichmäßiger konvex, und es ändert sich die Skulptur. Es werden kräftige axiale Furchen in weiten Abständen angelegt. Etwa gleichzeitig setzen S ein, anfangs sind es 6–7. Sie sind zuerst undeutlich, werden aber sehr rasch kräftig. Die Abstände der sie querenden axialen Furchen werden im Verlauf einer Windung kontinuierlich verkleinert, bis schließlich normale AR entstehen, getrennt durch etwa gleich breite Zwischenräume. Die abapikal gelegene kräftige Spiralfurche der 1. MW setzt sich ohne Unterbrechung fort und wird zu einer etwas betonten Furche direkt über der abapikalen Naht. Die S, anfangs in den axialen Furchen nicht erkennbar, laufen schließlich kontinuierlich durch und höckern die AR. Die apikale Rampe der 1. MW wird schmaler, bleibt aber erkennbar. Die Knoten der AR an der äußeren Rampenkante sind etwas betont. Einzelne zusätzliche S können ausgebildet werden. Die Mikroskulptur aus feinen Striae bleibt besonders an den Flanken der S bei stärkerer Vergrößerung erkennbar.

Die imperforate Basis ist konvex und nicht abgesetzt. Deutliche AR fehlen. Die Grenzspirale ist nicht betont. Es folgen in gleichen Abständen bis zur Basismitte 5–6 kaum abschwächende, schwach gehöckerte S. Die AW verlaufen den AR parallel, auf der Basis sind sie nur wenig nach hinten gebogen. Die breitovale Mündung ist apikal etwas schmaler gerundet als abapikal. Es fehlt ein deutlicher abapikaler Ausguß. AL gleichmäßig konvex. IL konkav, im Nabelbereich verbreitert und den Nabel verdeckend (am Holotypus nicht erhalten), im columellaren Teil etwas verdickt und abgelöst.

Vorkommen: Mittleres und oberes Callovium.

Überfamilie Stromboidea RAFINESQUE 1815
Familie Aporrhaiidae PHILIPPI 1836

Gattung *Dicroloma* GABB 1868

Typusart: *Pterocera lorieri* D'ORBIGNY 1850–1860.

Dicroloma? *subpunctata* (v. MÜNSTER 1844)
Taf. 6, Fig. 3–8

1844 *Rostellaria subpunctata* MÜNSTER. – v. MÜNSTER in GOLDFUSS, S. 14, Taf. 169, Fig. 7a–b.
1858 *Rostellaria subpunctata.* – QUENSTEDT, S. 314, Taf. 43, Fig. 23–26.
1860 *Pterocera subpunctata* MÜNSTER. – D'ORBIGNY, Taf. 429, Fig. 3–4.
1884 *Rostellaria subpunctata.* – QUENSTEDT, S. 564, Taf. 207, Fig. 39–45.
1909 *Alaria subpunctata* MÜNSTER sp. – BRÖSAMLEN, S. 301, Taf. 22, Fig. 1–4.
1935 *Alaria subpunctata* v. MÜNSTER 1844 sp. – KUHN, S. 147; Taf. 8, Fig. 13a–b, 18a–b; Taf. 9, Fig. 24, 43?
non 1993 *Dicroloma subpunctata.* – BANDEL, S. 28, Taf. 11, Fig. 4.
non 1995 *Dicroloma subpunctata* (MÜNSTER, 1844). – SCHRÖDER, S. 30, Taf. 5, Fig. 1–4.

Material: Mehr als 100 Exemplare (meist Juvenile): Heiningen (SMNS 63123/1–3), Hesselberg (SMNS 63164/1–42), Wasseralfingen (SMNS 63124/1–60) (alle Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart); Fünfstätten a. Ries (Institut für Paläontologie und historische Geologie München); Kremmeldorf (Naturkundemuseum Bamberg); Mistelgau (Slg. WINKLER).

Beschreibung. – G hoch-turmförmig mit gleichmäßig an Breite und Höhe zunehmenden Windungen. Ein etwas verdrücktes G (ohne Flügel) ist 21 mm hoch und

9 mm breit (Breite durch Verdrückung zu groß) mit ca. 10 Windungen. Protoconch hoch-konisch, aus ca. 4,5 glatten, konvexen Windungen mit eingetieften Nähten bestehend. Er ist ca. 1,3 mm hoch und 1,1 mm breit. Er endet mit dem Einsetzen etwa orthocliner, deutlich opisthocyrter AW. Oberhalb der Naht wird eine S sichtbar.

Die folgenden 1,5–2 Windungen tragen eine Zwischenskulptur. Die AW verstärken sich zu AR. Nur wenig später setzen 2 S ein, etwa gleich stark. Die apikale S liegt etwas oberhalb der halben Windungshöhe. Eine dritte schwache S kann etwas später zwischen ihr und der apikalen Naht auftreten. Auch direkt oberhalb der abapikalen Naht bleiben 1–2 S sichtbar. Die beiden Haupt-S kanten den Windungsumriß, der Bereich zwischen ihnen steht etwa senkrecht. Die AR sind schmal, aber deutlich, mit breiteren Zwischenräumen, opisthocyrt mit stärker nach vorn gebogenem abapikalen Teil. Sie werden durch die S gehöckert. Die AR sind zwischen den beiden Haupt-S am höchsten und schwächen in Richtung beider Nähte gleichmäßig ab. Auf der letzten halben Windung dieses Bereiches werden die AR schwächer, gleichzeitig drängen sie sich und werden zu verstärkten AW. Die apikale (3.) S verschwindet, wenn sie ausgebildet war.

Die apikale Haupt-S tritt auf die folgenden Teleoconchwindungen über und verstärkt sich zu einem Kiel. Die abapikale Haupt-S bleibt noch über mehrere Windungen als schwache und sich ständig weiter abschwächende S kenntlich, bis sie ganz verschwindet. Etwas später werden auch die 2 S direkt über der abapikalen Naht unkenntlich. Da auch die AR bzw. verstärkten AW aufgelöst werden, verbleibt als einziges Skulpturelement der Kiel. Er verlagert sich abapikalwärts und liegt schließlich deutlich unterhalb der halben Höhe. Die Bereiche beidseitig vom Kiel werden konkav. Die Nähte sind nicht mehr betont und liegen an der tiefsten Stelle des gleichmäßig konkaven Windungsumrisses zwischen zwei Kielen. Der Kiel selbst wird durch eine Knotenreihe skulpturiert. Pro Windung sind ca. 25 Knoten ausgebildet.

Die Basis ist schwach konvex und an einer kräftigen Grenzspirale (aus zwei parallelen S bestehend, die z. T. über der Naht sichtbar werden) kantig abgesetzt. Die AW verlaufen apikal vom Kiel opisthocyrt. Zwischen Kiel und abapikaler Naht sind sie gerade und stark opisthoclin. Von der Grenzspirale verlaufen sie fast gerade und orthoclin bis zum Basiszentrum. Die Mündung und die Ausbildung der Flügel sind am vorliegenden Material nicht erkennbar. Auf der Basis verlaufen mehrere schwache S.

Bemerkungen. – Bereits BRÖSAMLEN (1909) gab eine zutreffende Darstellung der frühontogenetischen Entwicklung der Art. Trotzdem beschrieb SCHRÖDER (1995) aus dem Opalinum-Ton Norddeutschlands als *Dicroloma subpunctata* (MÜNSTER) eine Art mit völlig andersartiger Ausbildung der ersten Windungen. Die SCHRÖDER'sche Art gleicht in der Protoconchausbildung weitgehend der vorstehend als *Buvignieria calloviana* beschriebenen Art (siehe bei dieser) und ist der Gattung *Buvigmieria* zuzuweisen.

Die jurassischen Arten der Aporrhaiidae zeigen sehr unterschiedliche Ausbildungen der frühontogenetischen Entwicklung, die für die Typusarten der ausgeschiedenen Gattungen allerdings weitgehend unbekannt sind. So auch für die Typusart von *Dicroloma* (*D. lorierei* D'ORB. aus dem Bajocium). Die von GRÜNDEL (1993) zu *Dicroloma* gestellte Art *D. cochleata* (QUENSTEDT) aus norddeutschen Doggergeschieben hat eine ganz andere Frühontogenese als *D.*? *subpunctata.* Die Zugehörigkeit der letzteren Art zur Gattung *Dicroloma* ist daher unsicher.

Vorkommen: *D.*? *subpunctata* ist eine sehr charakteristische und häufige Art des süddeutschen unteren Aalenium (Opalinum-Ton, tieferer Dogger alpha).

Familie Strombidae RAFINESQUE 1815

Gattung *Ueckeritzella* n. g.

Typusart: *Ueckeritzella mothsi* n. sp.
Derivatio nominis: Nach den Bohrungen Ückeritz 1/1A/64 auf Usedom.

Diagnose. – Großer Protoconch niedrig-trochospiral, mit ca. 3 glatten Windungen. Teleoconch schlank, mit wenigen kräftigen und wulstigen AR sowie 10–15 relativ schwachen S. Basis an der kräftigen Grenzspirale winklig abgesetzt, imperforat. Mündung oval mit kurzem Sipho.

Beziehungen. – *Mesostrombus* SCHRÖDER 1995 hat einen hoch-konischen Protoconch, dessen erste Windungen eine charakteristische Tuberkelskulptur aufweisen. Die Teleoconch-Windungen sind mit zahlreichen schmalen AR etwa gleichbleibender Höhe skulpturiert, Spiralen treten stark zurück.

Ueckeritzella mothsi n. sp.

Taf. 6, Fig. 9; Taf. 7, Fig. 1–4

Holotypus: Das auf Taf. 7, Fig. 1 abgebildete Exemplar (SMNS 63312).
Locus typicus: Brg. Ückeritz 1A/64; KM 419,9–421,0 m; Krone.
Stratum typicum: Oberbajocium oder unteres Bathonium.
Derivatio nominis: Benannt zu Ehren des Sammlers Herrn H. MOTHS, Geesthacht.
Paratypen: 1 Exemplar aus der Brg. Heringsdorf 4/63 (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin) und 3 Exemplare aus der Brg. Ückeritz 1A/64 (Staatliches Museum für Naturwissenschaften Stuttgart, SMNS 63311/1-3).

Diagnose. – Ergänzende Merkmale zur Gattungsdiagnose sind auf den MW die relativ hohe Zahl der S, der rasche apikale Abfall der AR unter Ausbildung einer Konkavität und die dicht mit S bedeckte Basis.

Beschreibung. – Größtes G (unvollständig) 3,78 mm hoch und 1,82 mm breit mit knapp 3 MW. G schlank, hoch-turmförmig. Protoconch niedrig trochospiral, aus ca. 3 glatten, konvexen Windungen bestehend. Da die ersten Windungen fast in einer Ebene liegen, ist der Apex abgeplattet. Am Ende des Protoconchs werden wenige schmale opisthocyrte und opisthocline AR ausgebildet, deren abapikale Enden deutlich nach vorn gebogen sind. Protoconch groß, ca. 0,68 mm hoch und 0,84 mm breit.

MW mit kräftigen AR, ebenfalls (aber schwächer) opisthoclin und opisthocyrt. Erste MW mit ca. 13 AR, deren Zahl auf den folgenden Windungen rasch auf ca. 8 abnimmt. Die AR werden höher und wulstiger, die Zwischenräume deutlich breiter. Der höchste Punkt der AR liegt oberhalb der halben Höhe. Von hier fallen sie rasch unter Ausbildung einer konkaven Umrißlinie zur apikalen Naht ab. Abapikalwärts werden sie erst langsam, dann rascher niedriger (konvexe Kammlinie). Seitlicher Umriß dadurch unsymmetrisch konvex mit schwacher Kantung nach dem obersten Drittel und apikaler Konkavität. Nähte deutlich eingetieft. Die opisthocline Neigung der AR wird während der Ontogenese verstärkt. Fast gleichzeitig mit den AR werden auf den MW S angelegt. Anfangs sind es 6–7 von Naht zu Naht. Durch rasche Einschaltung weiterer S werden es bald 12–15. Sie queren die AR ohne diese deutlich zu höckern. Teilweise ist die S, welche die AR an ihrem höchsten Punkt quert, etwas verstärkt. Die S sind etwas breiter als die trennenden Furchen.

Imperforate Basis schwach konvex, an einer kräftigen Grenzspirale winklig abgesetzt. Sie ist dicht mit S bedeckt, die etwas schwächer sind als die des sichtbaren Windungsteils. Teilweise wechselt je eine etwas kräftigere S mit einer schwächeren. AR fehlen. AW auf dem sichtbaren Windungsteil den AR parallel (opisthocyrt und opisthoclin), auf der Basis etwas prosocyrt. Mündung schlecht erhalten, aber oval mit relativ langem und schräg gestelltem abapikalen Ausguß (kurzer Sipho). Spindelfalten fehlten.

Vorkommen: Oberbajocium, Bathonium (bis Untercallovium?).

Überfamilie inc.

Gattung *Maturifusus* SZABO 1983

Typusart: *Maturifusus densicostatus* SZABO 1983.

SZABO lagen bei der Aufstellung seiner Gattung nur Exemplare vor, denen die ersten Windungen fehlten. Daher ist von der Typusart die Ausbildung des Protoconchs unbekannt. Die von SCHRÖDER (1995) beschriebenen Exemplare seiner *M. szaboi* haben einen korrodierten Protoconch. Nachfolgend wird erstmals eine detaillierte Beschreibung des Protoconchs gegeben.

Maturifusus montagi n. sp.

Taf. 7, Fig. 5–8

Holotypus: Das auf Taf. 7, Fig. 5–8 abgebildete Exemplar (SMNS 63313).
Locus typicus: Brg. Rogätz 11/62; KM 260,4–268,1 m; Krone.
Stratum typicum: (Unteres?) Oxfordium.
Derivatio nominis: Benannt zu Ehren des Sammlers Herrn A. MONTAG, Berlin.
Material: Es liegt nur der Holotypus vor.

Diagnose. – Windungen des Protoconchs oberhalb der halben Höhe durch eine S gekantet. G breit, MW stark konvex. Sichtbarer Windungsteil mit ca. 5 kräftigen S und schwach prosoclinen AR, die sich abapikalwärts verbreitern. Ontogenetisch werden die drei abapikalen S des sichtbaren Windungsteils verbreitert.

Beschreibung. – Dem vorliegenden Exemplar fehlt die äußerste Spitze des Protoconchs (die erste oder höchstens die beiden ersten Windungen). Die Höhe des G beträgt 2,78 mm; die Breite 1,73 mm. Erhalten sind knapp 5 Windungen. Davon entfallen ca. 3,25 Windungen auf den Protoconch.

Der Protoconch ist spitz-konisch. Die Windungen sind konvex, durch eine deutlich oberhalb der halben Höhe gelegene S gekantet. Eine zweite S liegt direkt über der abapikalen Naht. Sie setzt ca. 2,5 Windungen vor dem Protoconch-Ende ein und verschwindet auf der letzten halben Windung unter der Naht. Die apikal gelegene S schwächt stark ab und mit ihr die Angulation des Umrisses. Direkt unter der apikalen Naht ist ein Reihe länglicher, stark opisthocliner Knoten ausgebildet, die auf der letzten Protoconch-Windung verschwinden. Direkt über der abapikalen Naht liegen (nur auf den ersten Windungen, bevor die abapikale S gebildet wird) mehrere Reihen länglicher, deutlich prosocliner Knoten. Kurz vor Ende des Protoconchs werden AW erkennbar. Sie sind opisthocyrt mit vorgezogenem abapikalen Teil. Die Außenlippe des Protoconchs ist scharf gegen die erste MW abgesetzt, die sofort mit der charakteristischen Skulptur einsetzt.

MW stark konvex mit eingetieften Nähten. Die Skulptur besteht aus kräftigen S.

Bei Beginn des Teleoconchs sind es 4, eine fünfte wird etwas oberhalb der Naht sichtbar. Sie werden von starken AR (14 auf der 1. MW) gequert. Die AR sind schmal und hoch, getrennt durch breitere Zwischenräume. Sie werden zunehmend wulstiger und verbreitern sich besonders im abapikalen Teil. Sie verlaufen gerade und etwas prosoclin. Durch die querenden S werden sie gehöckert. Gegen Ende der 1. MW wird zwischen der 1. und 2. S (von der apikalen Naht gezählt) eine schnell kräftiger werdende SKS angelegt. Gleichzeitig werden die drei abapikalen S gegenüber den apikalen verstärkt.

Basis konvex, imperforat. Auf die noch gehöckerte Grenzspirale (die AR enden an ihr) folgen in gleichen Abständen 7 etwa ebenso kräftige ungehöckerte S. Die AW verlaufen anscheinend den AR parallel und sind auf der Basis nur wenig nach hinten gebogen. Mündung oval mit apikaler Zuspitzung und kurzem, aber sehr deutlichem abapikalen Kanal. Die AL ist stärker konvex gebogen als die IL konkav. IL kaum verbreitert.

Beziehungen. – *M. szaboi* SCHRÖDER (oberes Aalenium) ist sehr ähnlich. Es fehlt die Kantung der Protoconch-Windungen. Letzte Teleoconch-Windung mit zahlreichen und schmalen AR. Die Verstärkung der 3 abapikalen S fehlt, die S des sichtbaren Windungsteils sind insgesamt schwächer. Die S der Basis sind schwächer als die des sichtbaren Windungsteils.

M. pietti (HÉB. & EUDES-DESL. 1860) (auf der Tafel als „*Fusus trigeri*" geführt; Callovium) ist schlanker mit weniger stark konvexen MW. Die AR sind nicht prosoclin und abapikal nicht verbreitert. Die S sind zahlreicher und schwächer.

Vorkommen: (Unteres?) Oxfordium.

Formen incertae sedis

Protoconch unklarer Stellung

Taf. 5, Fig. 8–9; Taf. 6, Fig. 1–2

Material: 1 juveniles G; Brg. Rogätz 11/62 (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, SMNS 63309).

Beschreibung. – Das vorliegende Exemplar besteht aus dem Protoconch und dem Beginn der 1. MW. Es umfaßt knapp 4 Windungen bei einer Höhe von 0,93 mm und einer Breite von 0,65 mm. Der Durchmesser des Protoconchs beträgt 0,51 mm. Er besteht aus ca. 3,5 Windungen, der Übergang zum Teleoconch ist fließend.

Die Windungen des Protoconchs sind konvex, die Nähte deutlich. Die ersten ca. 1,5 Windungen sind glatt. Dann setzen unter der apikalen Naht kurze, schräg nach hinten gerichtete AR ein. Diese verlängern sich zunehmend in abapikaler Richtung, bis sie über den ganzen sichtbaren Windungsteil reichen. Nach dem apikalen Drittel biegen sie nach vorn um und bilden einen unsymmetrischen, stark prosocyrten Bogen, dessen vorderster Punkt etwa in Höhe der abapikalen Naht liegt. Auf der Basis sind sie nach hinten gebogen.

Im Übergangsbereich zum Teleoconch wird die parasigmoidale Krümmung der AR abgeschwächt. Ganz allmählich setzen 3 kräftige und mehrere schwächere S ein. Der Windungsbereich zwischen der apikalen S und der apikalen Naht wird eben und abgeschrägt, die 3 kräftigen S kanten den Windungsumriß etwas. Die AR verlieren schließlich ihre parasigmoidale Krümmung und werden gleichmäßig prosocyrt. Ihre Kreuzungsstellen mit den 3 kräftigen S sind gehöckert. Im Übergangsbereich Protoconch/Teleoconch setzt eine ausgeprägte Mikroskulptur ein, bestehend aus in sehr zahlreichen spiraligen Reihen angeordneten kleinen Knötchen. Sie bedeckt die ganze Schalenoberfläche.

Bemerkungen. – Die kurzen Rippen unter der apikalen Naht sind ein Merkmal der Zygopleuridae (BANDEL 1991, NÜTZEL 1998). Die auffällig parasigmoidal gebogenen AR gegen Ende des Protoconchs sind in ähnlicher Form bei den Loxonematoidea und Cerithiopsoidea zu finden (BANDEL 1991). Nach NÜTZEL (mündliche Mitteilung) ist für frühe Ptenoglossa der Protoconch jedoch zu gedrungen, er ist in dieser Gruppe schlank-konisch. Ohne Kenntnis des Teleoconchs bleibt die taxionomische/phylogenetische Stellung der vorliegenden Form unsicher.

Vorkommen: Das Exemplar stammt aus dem Grenzbereich Mittel-/Obercallovium.

Gattung *Globulitopa* n. g.

Typusart: *Globulitopa rotundata* n. sp.
Derivatio nominis: lat. globulus (Kügelchen) – nach der gerundeten G-Form.

Diagnose. – G gedrungen, fast ebenso breit wie hoch. Protoconch mit ca. 2 Windungen, glatt. MW weitgehend skulpturlos, mit sich herausbildender apikaler Konkavität (Seitenumriß). Basis mit Nabelperforation und mehreren S. Mündung breitoval mit abapikaler Rundung und fast rechtwinklig zueinander stehendem parietalen und columellaren Teil der IL.

Bemerkungen. – Nach RIEDEL (mündliche Mitteilung) ähnelt die Typusart nach Gestalt, Skulptur und Mündungsausbildung weitgehend dem Protoconch einer rezenten *Janthina*-Art. Eine von diesem Befund abgeleitete Beziehung wäre beim derzeitigen Kenntnisstand hypothetisch. *Globulitopa* wird vorerst als Gattung ungeklärter taxionomischer Stellung angesehen.

Globulitopa rotundata n. sp.

Taf. 8, Fig. 6–7; Taf. 9, Fig. 1–2

v 1977 sp. 9. – GRÜNDEL, S. 155; Taf. 2, Bilder 8–9; Abb. 11.

Holotypus: Das auf Taf. 8, Fig. 6 und Taf. 9, Fig. 1–2 abgebildete Exemplar (BGR, X 9593).
Locus typicus: Brg. Kłęby 1/37; KM 260,5–261,0 m.
Stratum typicum: (Höheres) Bathonium.
Derivatio nominis: lat. rotundatus – rund, nach der Gestalt des G.
Paratypus: 1 G, Brg. Kłęby 1/37 (Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin, X 4669).

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung, deren bisher einzige Art *G. rotundata* ist.

Beschreibung. – G kurz und gedrungen, nahezu ebenso breit wie hoch (in der Breite etwas variierend), in Seitenansicht Bienenkorb-ähnlich. Der Holotypus ist 1,26 mm hoch und 1,11 mm breit mit 4,5 Windungen. Apex abgerundet, da die ersten Windungen im Verhältnis zur Breite niedriger sind als die späteren. Protoconch mit knapp 2 glatten Windungen, 0,36 mm im Durchmesser. MW nur schwach konvex, sie sind deutlich breiter als hoch. Die Nähte sind wenig eingesenkt. Die letzte Windung flacht ab, kurz vor ihrem Ende wird sie im Seitenumriß gerade bis schwach konkav. Eine Skulptur fehlt anfangs. Auf den beiden letzten Windungen erscheint direkt unter der apikalen Naht eine sich verstärkende S.

Basis schwach konvex, mit stark gerundeter Kante von der seitlichen Schalenoberfläche abgesetzt. Eine kleine Nabelperforation ist ausgebildet. Auf der Basis verlaufen in etwa gleichen Abständen 3–4 dünne S, getrennt durch mehrfach breitere Zwischenräume. AW auf dem sichtbaren Windungsteil etwas prosoclin und opisthocyrt, apikal versteilend und hier schwach prosocyrt; auf der Basis schwach prosocyrt. Mündung breitoval, apikal kaum zugespitzt, abapikal breit gerundet. AL stark und gleichmäßig konvex. IL mit fast rechtwinklig aufeinander stoßendem parietalen und columellaren Teil, im columellaren Bereich etwas abgelöst.

Vorkommen: (Höheres) Bathonium.

3. Literatur

BANDEL, K. (1991): Über triassische „Loxonematoidea“ und ihre Beziehungen zu rezenten und paläozoischen Schnecken. – Paläont. Z., **65**: 239–268, 52 Abb.; Stuttgart.

– (1993): Caenogastropoda during Mesozoic times. – Scripta geol., Spec. Issue **2**: 7–56, 15 Taf.; Leiden. – [1993a]

– (1993): Trochomorpha (Archaeogastropoda) aus den St. Cassian-Schichten (Dolomiten, Mittlere Trias). – Ann. Naturhist. Mus. Wien, A, **95**: 1–99, 16 Taf; Wien. – [1993b]

BRÖSAMLEN, R. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden des schwäbischen Jura. – Palaeontogr., **56**: 177–321, 6 Taf.; Stuttgart.

COSSMANN, M. (1921): Essais de paléoconchologie comparée. Bd. 12. – 349 S., 6 Taf, 4 Text-Taf.; Paris (Selbstverlag).

GOLDFUSS, A. (1841–1844): Petrefacta Germaniae, Teil 3. – S. 1–128, Taf. 166–200; Düsseldorf (Arnz.)

GRÜNDEL, J. (1975): Gastropoden aus dem Dogger. III. Rissoinidae, Eucyclidae und Trochidae. – Z. geol. Wiss., **3**: 239–251, 1 Taf, 12 Abb.; Berlin. – [1975a].

– (1975): Gastropoden aus dem Dogger. IV. Euomphalidae, Pseudomelaniidae, Neritidae, Pyramidellidae und Actaeonidae. – Z. geol. Wiss., **3**: 777–787, 1 Taf., 9 Abb.; Berlin. – [1975b].

– (1977): Gastropoden aus dem Dogger. V. Juvenile Exemplare. – Z. geol. Wiss., **5**: 187–201, 2 Taf., 13 Abb.; Berlin.

– (1980): Bemerkungen zur Überfamilie Cerithiopsacea H. A. Adams, 1854 (Gastropoda) sowie zur Fassung einiger ihrer Gattungen. – Zool. Anz., **204**: 209–264, 41 Abb.; Jena.

– (1993): Gastropoden aus Callov-Geschieben aus dem Nordosten Deutschlands. III. Aporrhaidae, Actaeonidae und Rissoinidae. – Z. geol. Wiss., **21**: 359–370, 2 Taf, 13 Abb.; Berlin.

– (1997): Heterostropha (Gastropoda) aus dem Dogger Norddeutschlands und Nordpolens. I. Mathildoidea (Mathildidae). – Berliner geowiss. Abh., E, **25**: 131–175, 8 Taf., 2 Tab.; Berlin. – [1997a]

– (1997): Heterostropha (Gastropoda) aus dem Dogger Norddeutschlands und Nordpolens. III. Opisthobranchia. – Berliner geowiss. Abh., E, **25**: 177–223, 9 Taf., 2 Tab.; Berlin. – [1997b]

– (1997): Zur Kenntnis einiger Gastropoden-Gattungen aus dem französischen Jura und allgemeine Bemerkungen zur Gastropodenfauna aus dem Dogger Mittel- und Westeuropas. – Berliner geowiss. Abh., E, **25**: 69–129, 8 Taf.; Berlin. – [1997c]

– (1998): Heterostropha (Gastropoda) aus dem Dogger Norddeutschlands und Nordpolens. II. Weitere Allogastropoda. – Freib. Forsch.-H. C, 7 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; Freiberg. – [Im Druck]

HÉBERT, M. & EUDES-DESLONGCHAMPS, M. E. (1860): Mémoire sur les fossiles de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire), 1re partie. Céphalopodes et Gastéropodes. – Bull. Soc. Linn. Normandie, **5**: 153–240, 9 Taf.; Paris & Caen.

KUHN, O. (1935): Revision der Opalinuston-(Dogger Alpha)-Fauna in Franken, mit Ausschluß der Cephalopoden. – Palaeont. Z., **17**: 109–158, 10 Taf.; Berlin.

NÜTZEL, A. (1998): Die Stammesgeschichte der Ptenoglossa (Gastropoda). – Berliner geowiss. Abh., E, **26**: 1–229, 35 Taf.; Berlin.

ORBIGNY, A. D' (1850–1860): Paléontologie française, terrains jurassique. II. Gastéropodes. – 621 S., Taf. 235–428; Paris (G. MASSON).

PONDER, W. F. (1984): A review of the genera of the Iravadiidae (Gastropoda: Rissoacea) with an assessment of the relationships of the family. – Malacologia, **25**: 21–71, 23 Abb.

QUENSTEDT, F. A. (1858): Der Jura. – 842 S., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

– (1881–1884): Petrefaktenkunde Deutschlands. Erste Abteilung, Band 7: Gastropoden. – 867 S., Taf. 185–218; Leipzig (Fues).

SCHRÖDER, M. (1995): Frühontogenetische Schalen jurassischer und unterkretazischer Gastropoden aus Norddeutschland und Polen. – Palaeontogr., A, **238**: 1–95, 15 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

SZABÓ, J. (1983): Lower and Middle Jurassic Gastropods from the Bakony Mountains (Hungary). Part V: Supplement to Archaeogastropoda, Caenogastropoda. – Ann. hist.-nat. Mus. Nat. Hung., **75**: 27–46, 3 Taf., 2 Abb.; Budapest.

Author's address:

Dr. habil. J. Gründel, Institut für Paläontologie, Malteserstraße 74–100, Haus D, D-12249 Berlin.

Tafelerläuterungen

Die Typen und Originale sowie das Belegmaterial dieser Arbeit werden in folgenden Sammlungen hinterlegt:

BGR Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Außenstelle Berlin
NMB Naturkunde-Museum Bamberg
SMNS Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Tafel 1

Fig. 1–3. *Frederikella axialocostata* n. sp., Holotypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 283,5–287,0 m; 1,05 m v. K.; Obercallovium (SMNS 63300/1).
1 = G von der Seite, x 50; 2 = Skulpturdetail, x 118; 3 = Protoconch und 1. MW von dorsal, x 145.

Fig. 4–7. *Klebyella striatocostata* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 243,9–244,8 m; oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium (BGR, X 4630).
4 = G in Seitenansicht, x 70; 5 = Protoconch von dorsal, x 190; 6–7 = G in Dorsal- und Nabelansicht, x 63.

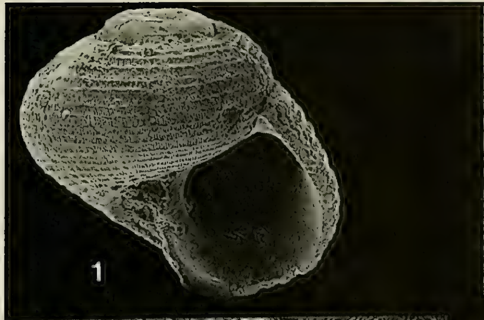
Fig. 8–10. *Symmetrocapulus cancellatina* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 244,8–245,7 m; oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium (BGR, X 9589).
8 = G in Seitenansicht, x 32; 9 = G in Ansicht von oben, x 25; 10 = Skulpturdetail nahe am Schalenrand, x 80.

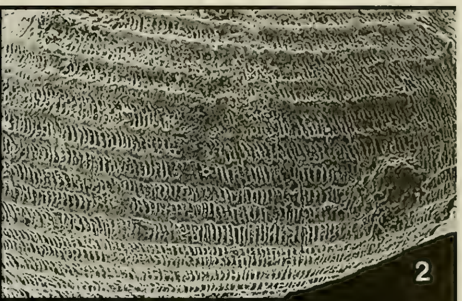
Plate 1

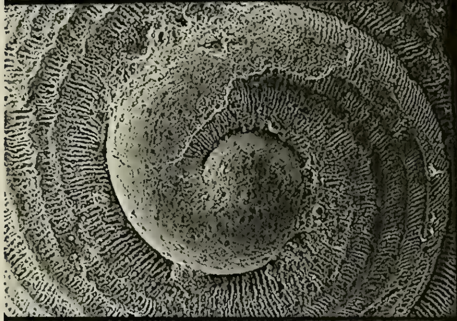
Fig. 1–3. *Frederikella axialocostata* n. sp., holotype, bore Ückeritz 1A/64; core 283,5–287,0 m; 1,05 m from top, Upper Callovian (SMNS 63300/1).
1 = shell in side view, x 50; 2 = detail of the sculpture, x 113; 3 = protoconch and the first teleoconch whorl in apikal view, x 145.

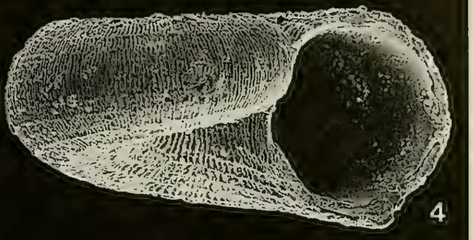
Fig. 4–7. *Klebyella striatocostata* n. sp., holotype; bore Kłęby 1/37; core 243,9–244,8 m; higher Lower to lower Middle Callovian (BGR X 4630).
4 = shell in side view, x 70; 5 = protoconch in apikal view, x 190; 6–7 = shell in side and abapikal view, x 63.

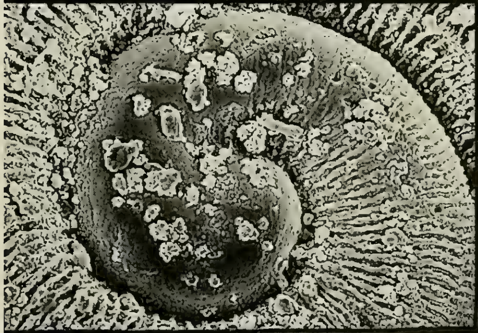
Fig. 8–10. *Symmetrocapulus cancellatina* n. sp., holotype; bore Kłęby 1/37; core 244,8–245,7 m; higher Lower to lower Middle Callovian (BGR X 9589.).
8 = shell in side view, x 32; 9 = shell seen from the upper side, x 25; 10 = detail of the sculpture near to the border of the shell, x 80.

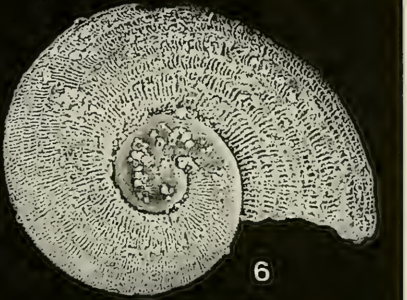

1

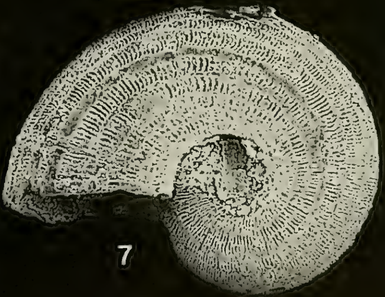

2

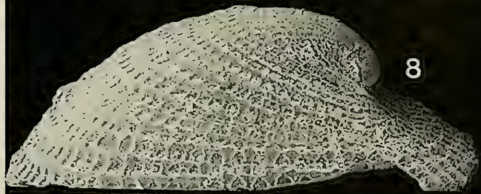

3

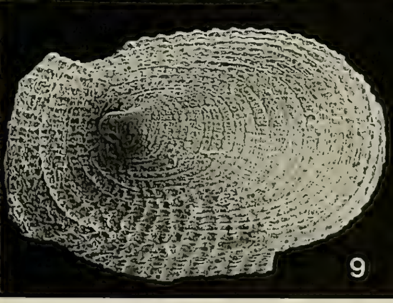

4

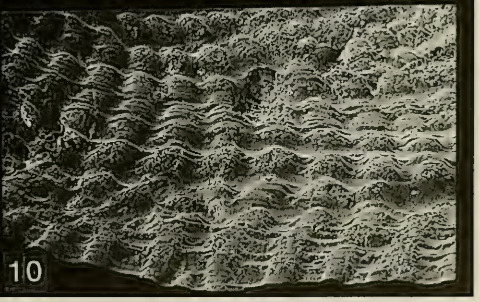

5


6


7


8


9


10

Tafel 2

Fig. 1–3. *Symmetrocapulus cancellatina* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 244,8–245,7 m; oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium (BGR, X 9589). Protoconch in verschiedenen Ansichten, x 170.

Fig. 4. *Buvignieria calloviana* n. sp., Holotypus; Brg. Ückeritz 1/64; KM 339,0–343,5 m; 3,7 m v. K.; Mittelcallovium (SMNS 63301). G in Seitenansicht, x 22.

Fig. 5–8. *Buvignieria calloviana* n. sp., Paratypus; Brg. Rogätz 11/62; KM 286,8–294,4 m; Kopf-Krone; Mittel-/Obercallovium (SMNS 63302).
5 = G in Seitenansicht, x 33; 6 = Skulpturdetail einer MW, x 80; 7 = Protoconch von der Seite, x 73; 8 = Protoconchende, Skulpturdetail, x 175.

Fig. 9. *Rissoina costigera* Piette? (i. S. von Gründel 1975); Brg. Ückeritz 1/64; KM 413,5–415,0 m; 0,25 m v. K.; Bathonium (SMNS 63303). Protoconch und 1. NW in Seitenansicht, x 55.

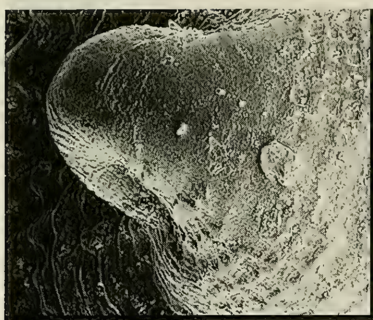
Plate 2

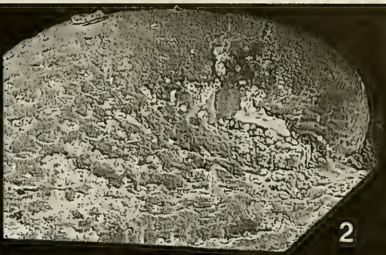
Fig. 1–3. *Symmetrocapulus cancellatina* n. sp.; holotype; bore Kłęby 1/37; core 244,8–245,7 m; higher Lower to lower Middle Callovian (BGR, X 9589). Protoconch in different views, x 180.

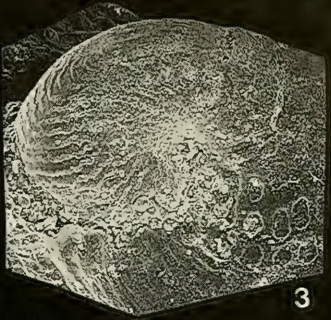
Fig. 4. *Buvignieria calloviana* n. sp., holotype; bore Ückeritz 1/64; core 339,0–343,5 m; 3,7 m from top; Middle Callovian (SMNS 63301). Shell in side view, x 22.

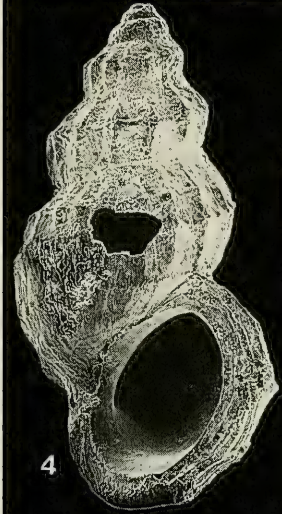
Fig. 5–8. *Buvignieria calloviana* n. sp., paratype; bore Rogätz 11/62; core 286,8–294,4 m; Middle to Upper Callovian (SMNS 63302).
5 = shell in side view, x 33; 6 = detail of the sculpture on a teleoconch whorl, x 80; 7 = protoconch in side view, x 73; 8 = detail of the sculpture on the last part of the protoconch, x 175.

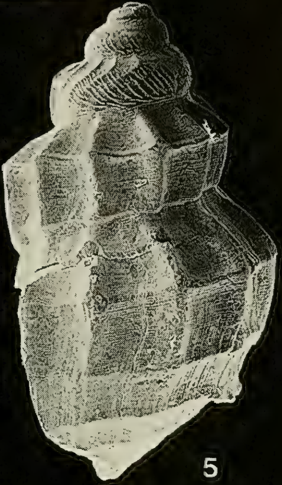
Fig. 9. *Rissoina costigera* Piette? (in the sense from Gründel 1975); bore Ückeritz 1/64; core 413,5–415,0 m; 0,25 m from top; Bathonian (SMNS 63303). Protoconch and the first teleoconch whorl in side view, x 55.

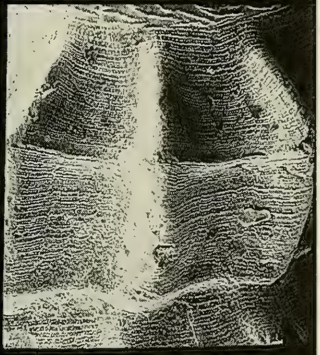

1

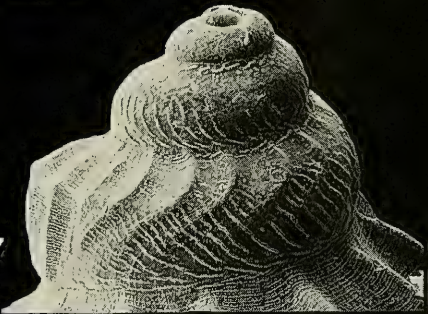

2

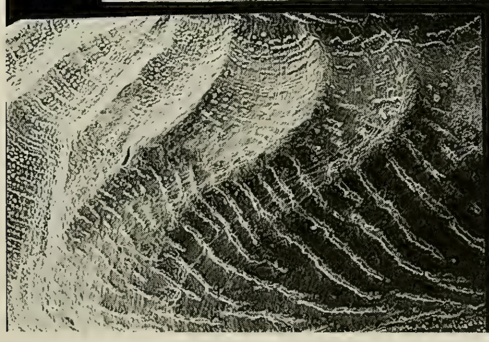

3

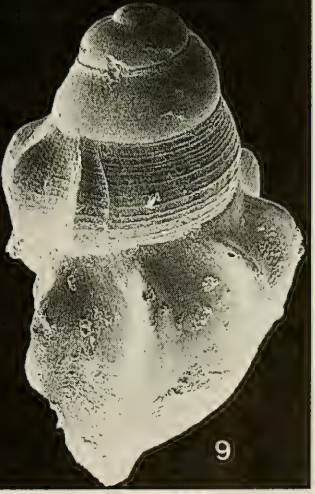

4


5


6


7


8


9

Tafel 3

Fig. 1. *Ceratia*? *striatissima* n. sp., Holotypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 412,5–413,5 m; 0,4–0,7 m v. K.; Bathonium (SMNS 63304). G in Seitenansicht, x 60.

Fig. 2–4. *Ceratia*? *striatissima* n. sp., Paratypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 412,5–413,5 m; 0,4–0,7 m v. K.; Bathonium (SMNS 63305/1).
2 = G-Spitze von der Seite, x 75; 3 = G in Dorsalansicht, x 80; 4 = Skulpturdetail, x 315.

Fig. 5–6. *Bralitzia foersteri* n. sp., Holotypus; Geschiebe von Neppermin/Usedom (Fö/3/97, leg. Förster), Callovium (SMNS 63306). G in zwei Seitenansichten, x 25.

Fig. 7–10. *Bralitzia foersteri* n. sp., Paratypus; Geschiebe von Bralitz (Fö/1/97, leg. Förster), Callovium (SMNS 63307).
7 = Skulpturdetail, x 92; 8 = G in Dorsalansicht, x 125; 9 = G in Seitenansicht, x 47; 10 = G-Spitze in Seitenansicht, x 105.

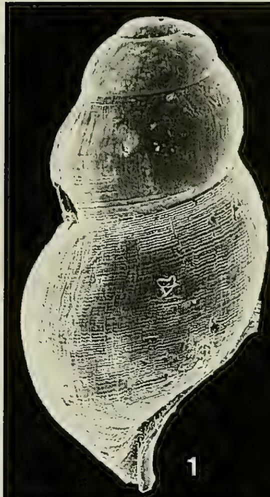
Plate 3

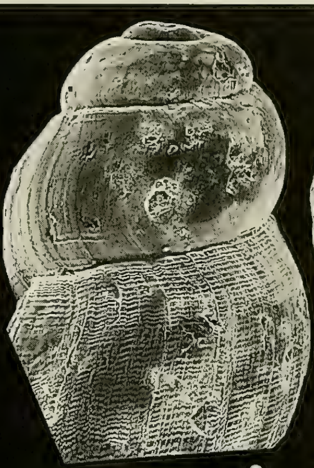
Fig. 1. *Ceratia*? *striatissima* n. sp., holotype; bore Ückeritz 1A/64; core 412,5–413,5 m; 0,4–0,7 m from top; Bathonian (SMNS 63304). Shell in side view, x 60.

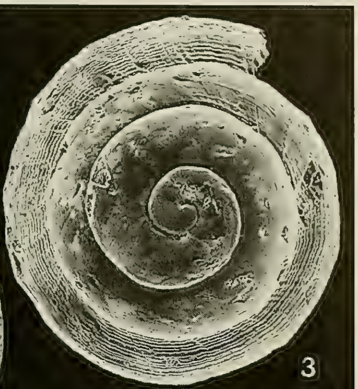
Fig. 2–4. *Ceratia*? *striatissima* n. sp., paratype; bore Ückeritz 1A/64; core 412,5–413,5 m; 0,4–0,7 m from top; Bathonian (SMNS 63305/1).
2 = upper part of the shell in side view, x 75; 3 = shell in apikal view, x 80; 4 = detail of the sculpture, x 315.

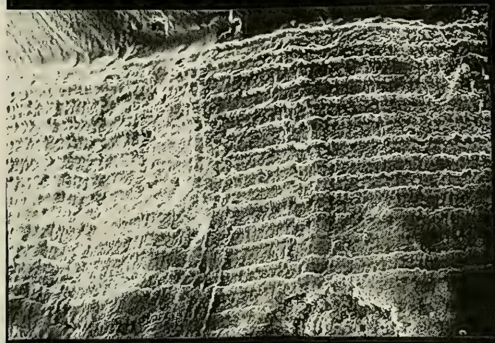
Fig. 5–6. *Bralitzia foersteri* n. sp., holotype; erratic boulder from Neppermin/Usedom (Fö/3/97, leg. Förster), Callovian (SMNS 63306). Shell in two side views, x 25.

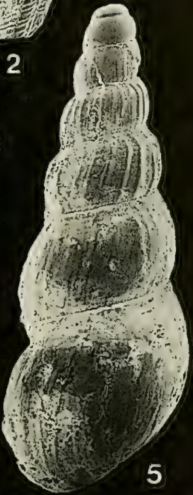
Fig. 7–10. *Bralitzia foersteri* n. sp., paratype; erratic boulder from Bralitz (Fö/1/97, leg. Förster), Callovian (SMNS 63307).
7 = detail of the sculpture, x 92; 8 = shell in apikal view, x 125, 9 = shell in side view, x 47; 10 = upper part of the shell in side view, x 105.

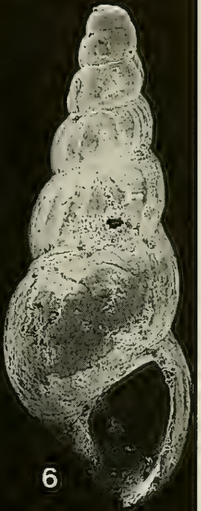

1

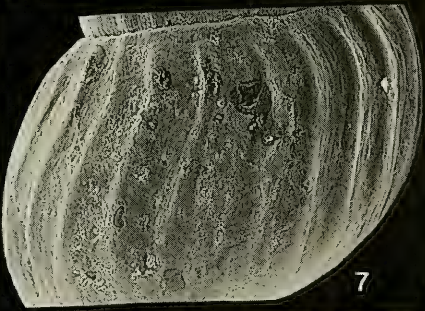

2

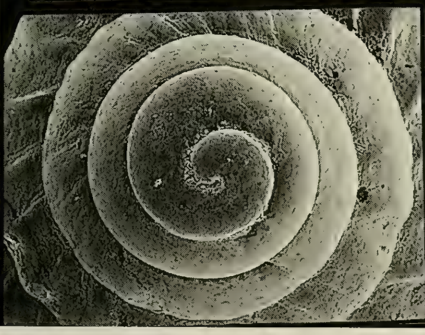

3

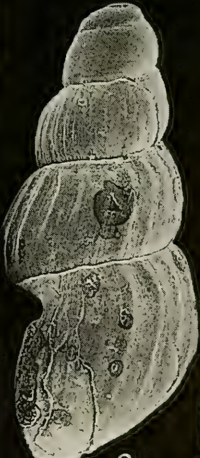

4

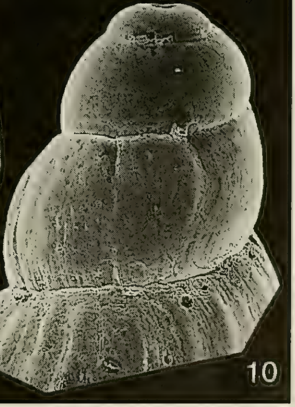

5


6


7


8


9


10

Tafel 4

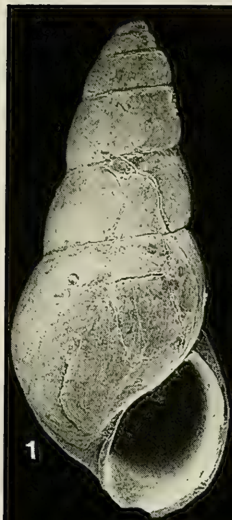
Fig. 1–5. *Zygopleura*? *jurassica* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 260,5–261,0 m; (höheres) Bathonium (BGR, X 9590).
1–2 = G in zwei Seitenansichten, x 19; 3 = Protoconch von dorsal, x 80; 4 = G-Spitze von der Seite, x 57; 5 = Verlauf der AW, x 40.

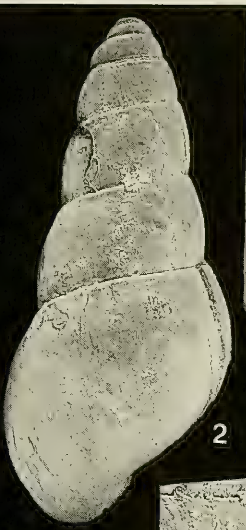
Fig. 6–9. *Erratopleura piehli* n. sp., Holotypus; Geschiebe von Gristow (Chrzaszczewska), SCH/26/96 (leg. SCHNEIDER); oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium (SMNS 63308).
6–7 = G in zwei Seitenansichten, x 20; 8 = G-Spitze in Seitenansicht, x 77; 9 = G-Spitze in Dorsalansicht, x 65.

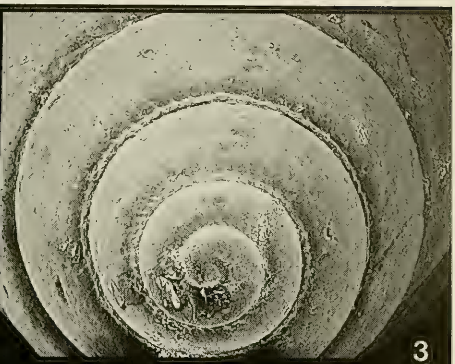
Plate 4

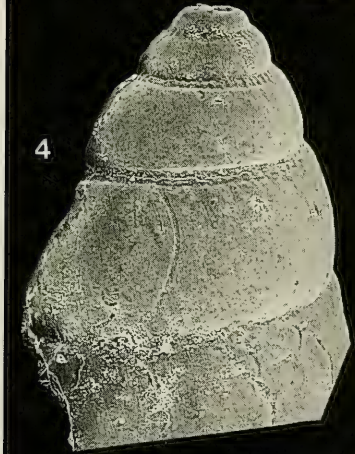
Fig. 1–5. *Zygopleura*? *jurassica* n. sp., holotype; bore Kłęby 1/37; core 260,5–261,0 m; (higher) Bathonian (BGR, X 9590).
1–2 = shell in two side views, x 19; 3 = protoconch in apikal view, x 80; 4 = upper part of the shell in side view, x 57; 5 = development of the growth lines, x 40.

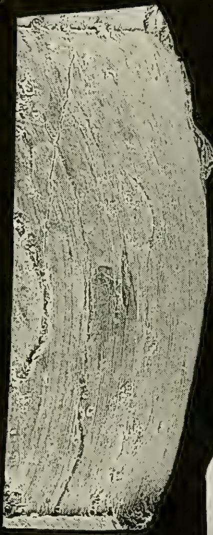
Fig. 6–9. *Erratopleura piehli* n. sp., holotype; erratic boulder from the island Chrzaszczewska, Poland, SCH/26/96 (leg. SCHNEIDER); upper Lower to lower Middle Callovian (SMNS 63308).
6–7 = shell in two side views, x 20; 8 = upper part of the shell in side view, x 77; 9 = upper part of the shell in apikal view, x 65.

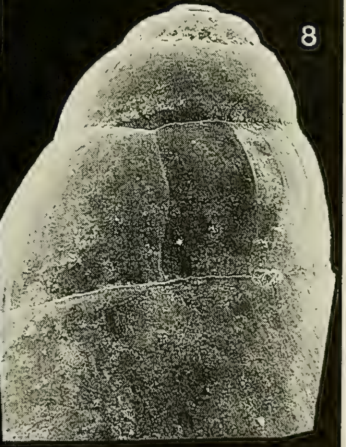

1

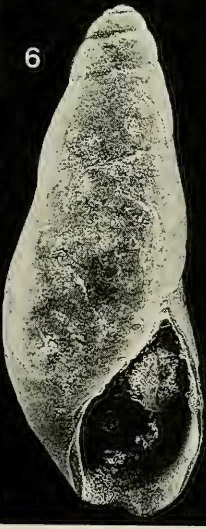

2

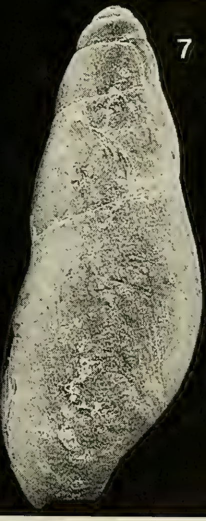

3

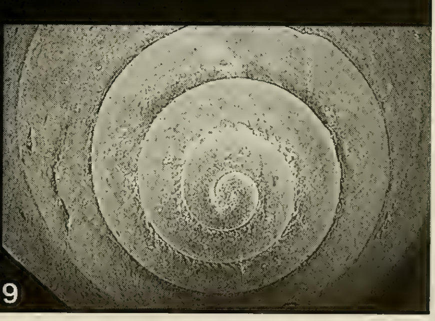

4


5


8


6


7


9

Tafel 5

Fig. 1–5. *Pommerozygia ueckeritzensis* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 279,25–281,0 m; oberes Unter- bis Oberbathonium (BGR, X 9591).
1–2 = G in zwei Seitenansichten, x 22; 3 = Mündung, x 32; 4 = G-Spitze in Seitenansicht, x 58; 5 = Protoconch von dorsal, x 63.

Fig. 6. Cerithiopsider Protoconch; Brg. Kłęby 1/37; KM 242,3–243,4 m; oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium (BGR, X 9592). Seitenansicht, x 62.

Fig. 7. Cerithiopsider Protoconch; Pünzendorf bei Bamberg; Dogger epsilon bis zeta (NMB, Slg. Kuhn). Seitenansicht, x 55.

Fig. 8–9. Protoconch unsicherer Stellung; Brg. Rogätz 11/62; KM 286,8–294,4 m; 0,0–0,9 m v. K.; Mittel- bis Obercallov (SMNS 63309).
8 = Dorsalansicht, x 70; 9 = Skulpturdetail, x 173.

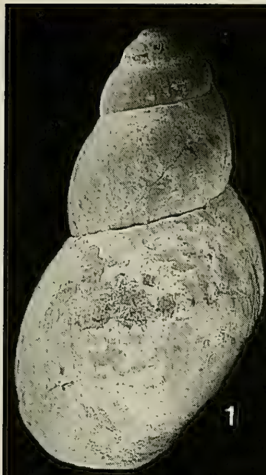
Plate 5

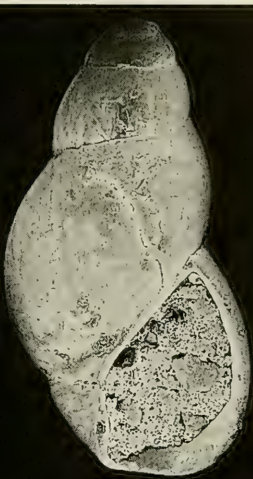
Fig. 1–5. *Pommerozygia ueckeritzensis* n. sp., holotype; bore Kłęby 1/37; core 279,25–281,0 m; upper Lower to Upper Bathonian (BGR, X 9591).
1–2 = shell in two side views, x 22; 3 = aperture, x 32; 4 = upper part of the shell in side view, x 58; 5 = protoconch in apikal view, x 63.

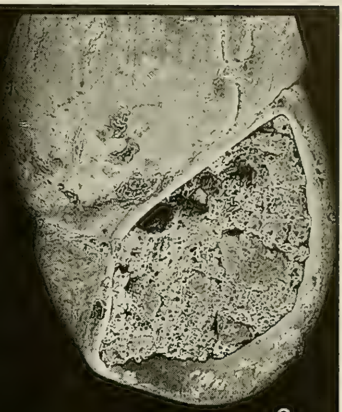
Fig. 6. Protoconch of the *Cerithiopsis*-group; bore Kłęby 1/37; KM 242,3–243,4 m; upper Lower to lower Middle Callovian (BGR, X 9592). Side view, x 62.

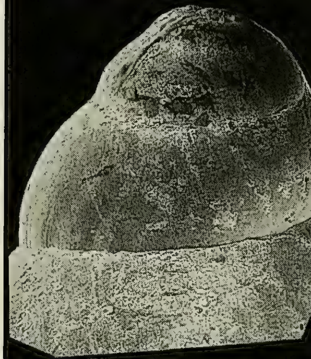
Fig. 7. Protoconch of the *Cerithiopsis*-group; Pünzendorf near Bamberg; Dogger epsilon to zeta (NMB, coll. Kuhn). Side view, x 55.

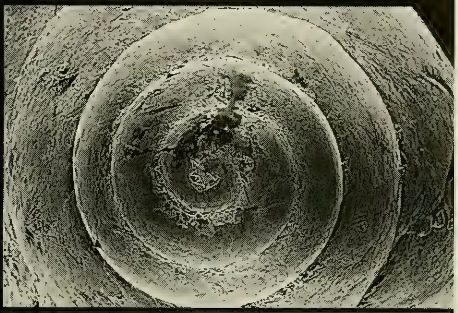
Fig. 8–9. Protoconch of uncertain position; bore Rogätz 11/62; core 286,8–294,4 m; 0,0–0,9 m from top; Middle to Upper Callovian (SMNS 63309).
8 = apikal view, x 70; 9 = detail of the sculpture, x 173.

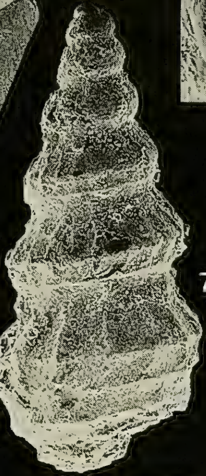

1

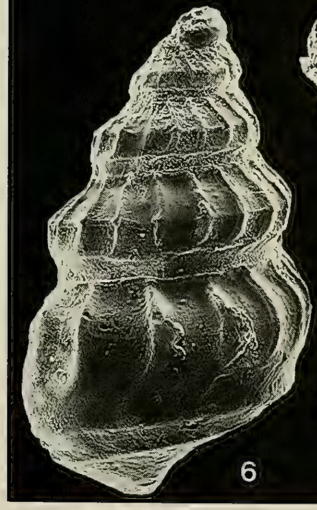

2

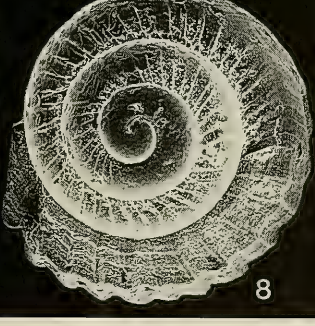

3

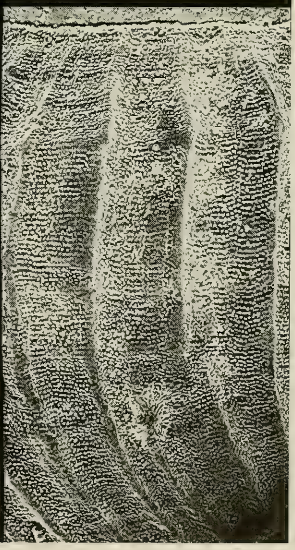

4


5


7


6


8


9

Tafel 6

Fig. 1–2. Protoconch unsicherer Stellung; Brg. Rogätz 11/62; KM 286,8–294,4 m; 0,0–0,9 m v. K.; Mittel- bis Obercallovium (SMNS 63309).
1 = Seitenansicht mit Mündung, x 70; 2 = Seitenansicht, x 60.

Fig. 3–4. *Dicroloma? subpunctata* (v. Münster); Hesselberg bei Wittelshofen; Dogger alpha (Opalinum-Zone) (SMNS 63164/1; Slg. Kapitzke).
3 = G in Seitenansicht, x 4; 4 = Windung mit AW, x 9.

Fig. 5. *Dicroloma? subpunctata* (v. Münster); Hesselberg bei Wittelshofen; Dogger alpha (Opalinum-Zone) (SMNS 63164/2; Slg. Kapitzke). Seitenansicht eines G, x 10.

Fig. 6–8. *Dicroloma? subpunctata* (v. Münster); Mistelgau; Dogger alpha (Opalinum-Zone) (SMNS 63310; leg. Winkler).
6–7 = G-Spitze in zwei Seitenansichten, x 18; 8 = Protoconch von der Seite, x 30.

Fig. 9. *Ueckeritzella mothsi* n. sp., Paratypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 419,9–421,0 m; Krone; Oberbajocium? (SMNS 63311/1). G in Dorsalansicht, x 30.

Plate 6

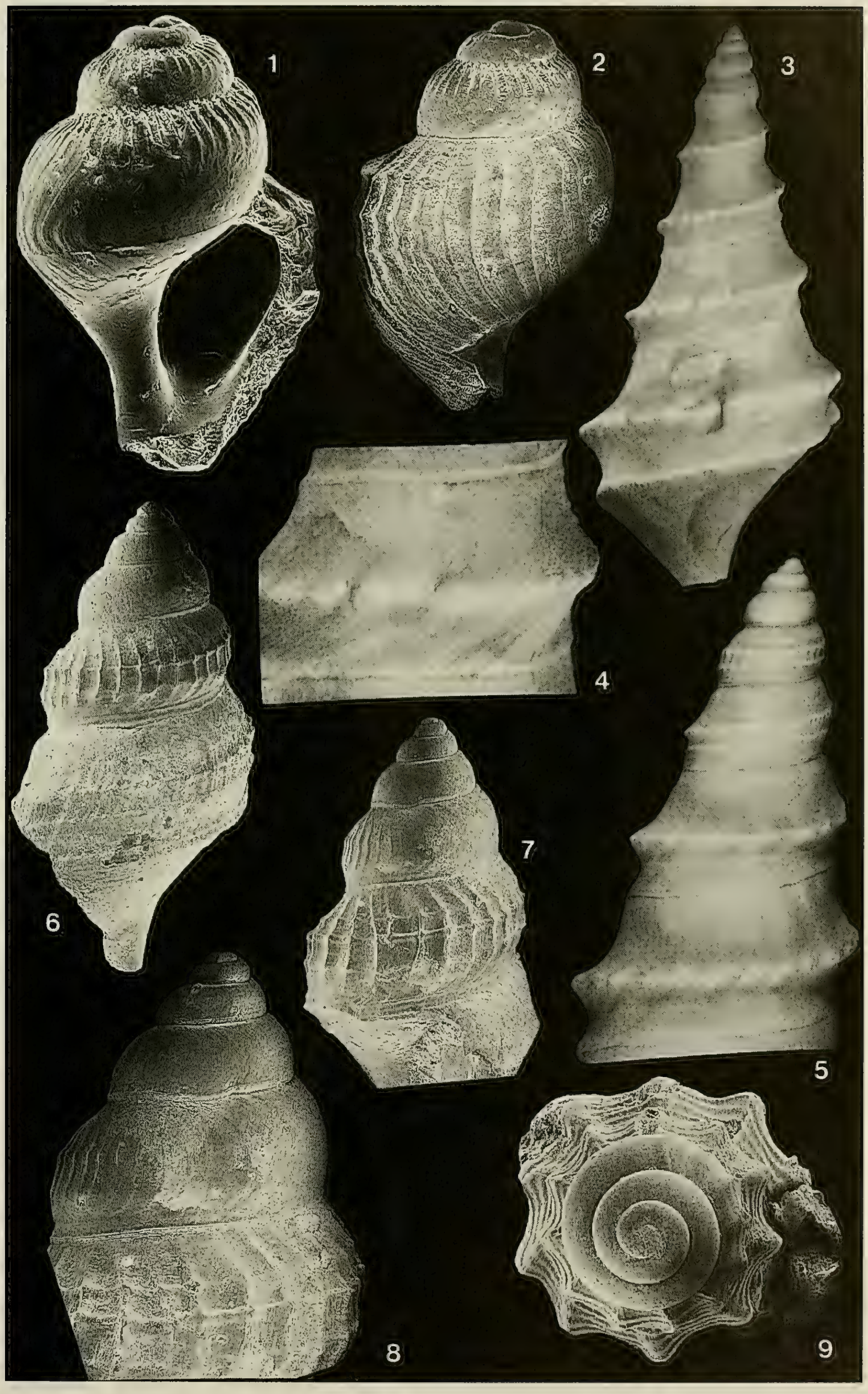
Fig. 1–2. Protoconch of uncertain position; bore Rogätz 11/62; core 286,8–294,4 m; 0,0–0,9 m from top; Middle to Upper Callovian (SMNS 63309).
1 = Side view with aperture. x 70; 2 = side view, x 60.

Fig. 3–4. *Dicroloma? subpunctata* (v. Münster); Hesselberg near Wittelshofen; Dogger alpha (Opalinum Zone) (SMNS 63164/1; coll. Kapitzke).
3 = shell in side view, x 4; 4 = whorl with growth lines, x 9.

Fig. 5. *Dicroloma? subpunctata* (v. Münster); Hesselberg near Wittelshofen; Dogger alpha (Opalinum Zone) (SMNS 63164/2; coll. Kapitzke). Shell in side view, x 10.

Fig. 6–8. *Dicroloma? subpunctata* (v. Münster); Mistelgau, Dogger alpha (Opalinum Zone) (SMNS 63310; leg. Winkler).
6–7 = upper part of a shell in two side views, x 18; 8 = protoconch in side view, x 30.

Fig. 9. *Ueckeritzella mothsi* n. sp., paratype; bore Ückeritz 1A/64; core 419,9–421,0 m, base; Upper Bajocian? (SMNS 63311/1). Shell in apikal view, x 30.


1
2
3
4
5
6
7
8
9

Tafel 7

Fig. 1. *Ueckeritzella mothsi* n. sp., Holotypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 419,9–421,0 m; Krone; Oberbajocium? (SMNS 63312). G in Seitenansicht, x 17.

Fig. 2–4. *Ueckeritzella mothsi* n. sp., Paratypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 419,9–421,0 m; Krone; Oberbajocium? (SMNS 63311/1).
2 = G-Spitze in Seitenansicht, x 40; 3 = Protoconch in Seitenansicht, x 53; 4 = Skulpturdetail am Beginn der MW, x 105.

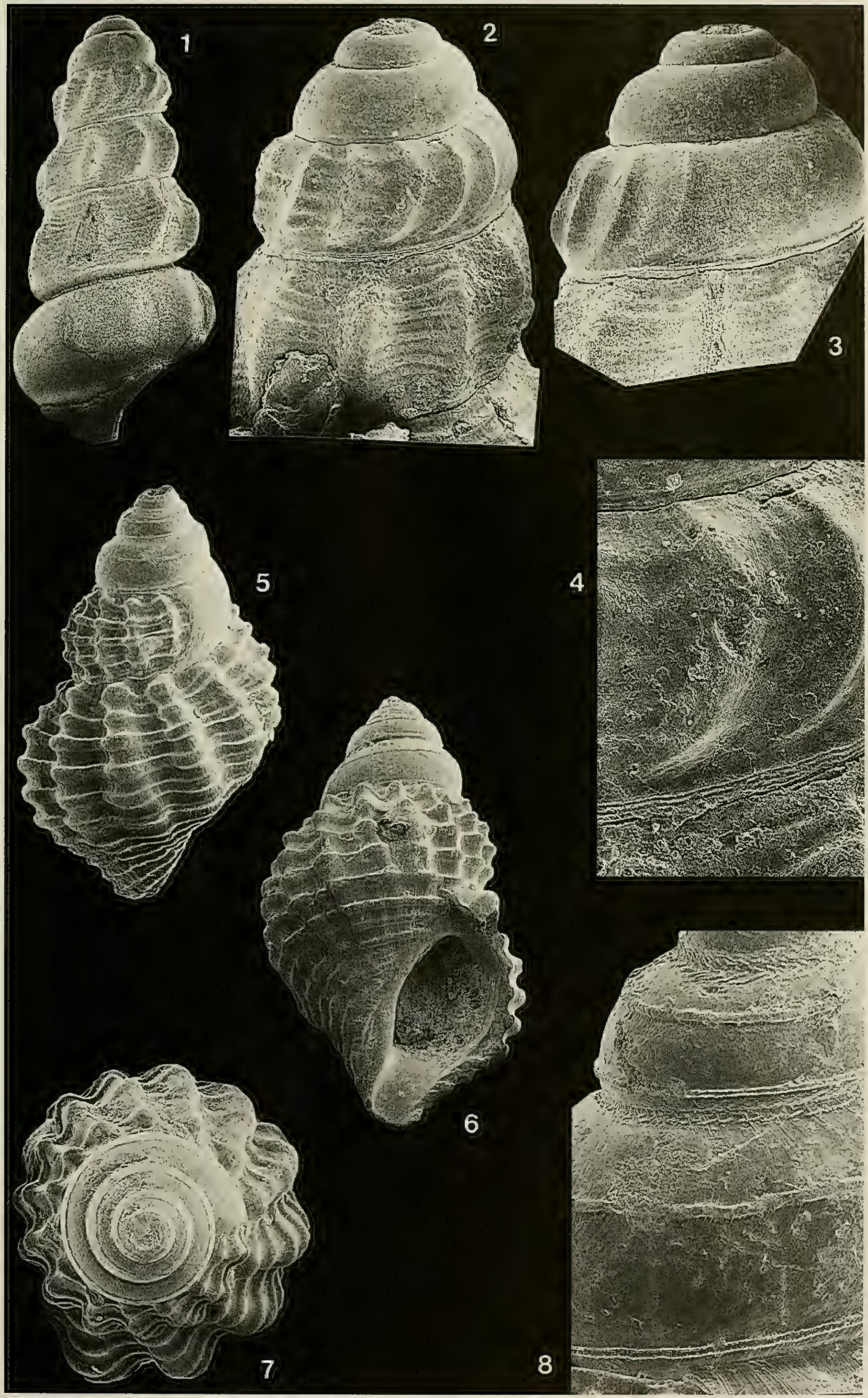
Fig. 5–8. *Maturifusus montagi* n. sp., Holotypus; Brg. Rogätz 11/62; KM 260,4–268,1 m; Krone; mittleres Oxfordium (SMNS 63313).
5–6 = G in zwei Seitenansichten, x 23; 7 = G in Dorsalansicht, x 30; 8 = Skulpturdetail am Protoconch, x 117.

Plate 7

Fig. 1. *Ueckeritzella mothsi* n. sp., holotype; bore Ückeritz 1A/64; core 419,9–421,0 m; lower end of the core; Upper Bajocian? (SMNS 63312). Shell in side view, x 17.

Fig. 2–4. *Ueckeritzella mothsi* n. sp., paratype; bore Ückeritz 1A/64; core 419,9–421,0 m; lower end of the core; Upper Bajocian? (SMNS 63311/1).
2 = Upper part of a shell in side view, x 40; 3 = protoconch in side view, x 53; 4 = detail of the sculpture at the beginning of the teleoconch, x 105.

Fig. 5–8. *Maturifusus montagi* n. sp.; holotype; bore Rogätz 11/62; core 260,4–268,1 m; lower end of the core; middle Oxfordian (SMNS 63313).
5–6 = shell in two side views, x 23; 7 = shell in apikal view, x 30; 8 = detail of the sculpture at the protoconch, x 117.


1
2
3
4
5
6
7
8

Tafel 8

Fig. 1–5. *Tripartella compacta* n. sp., Holotypus; Brg. Ückeritz 1A/64; KM 283,5–287,0 m; 0,75–1,0 m v. K.; Obercallovium (SMNS 63314/1).
1–2 = G in zwei Seitenansichten, x 23; 3 = G in Dorsalansicht, x 25; 4 = Protoconch und 1. MW von der Seite, x 60; 5 = Skulpturdetail einer MW, x 120.

Fig. 6. *Globulitopa rotundata* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 260,5–261,5 m; (höheres) Bathonium (BGR, X 9593). G-Spitze von der Seite, x 103.

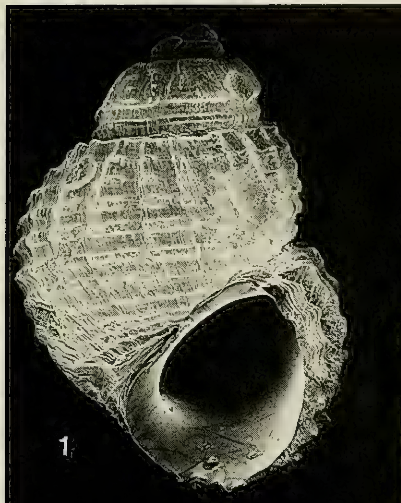
Fig. 7. *Globulitopa rotundata* n. sp., Paratypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 257,8–258,3 m; (höheres) Bathonium. BGR, X 4669 (Orig. Gründel 1977 zu „sp. 9"). Protoconchbereich von dorsal., x 178.

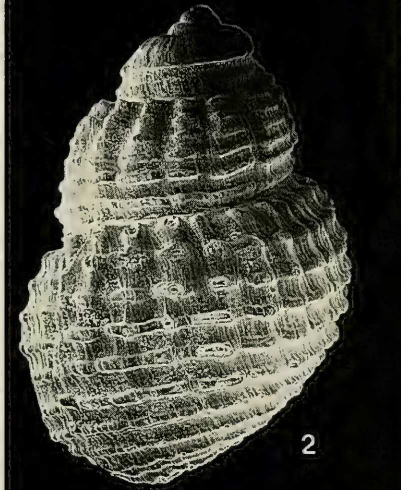
Plate 8

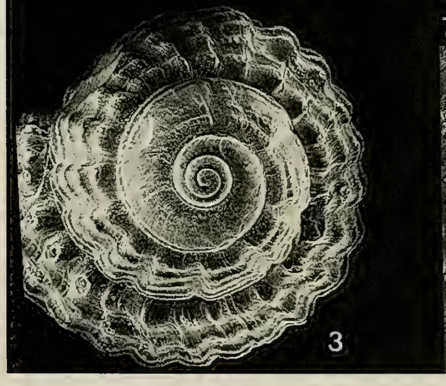
Fig. 1–5. *Tripartella compacta* n. sp., holotype; bore Ückeritz 1A/64; core 283,5–287,0 m; 0,75–1,0 m from top; Upper Callovian (SMNS 63314/1).
1–2 = shell in two side views, x 23; 3 = shell in apikal view, x 25; 4 = protoconch and the first teleoconch whorl in side view, x 60; 5 = detail of the sculptur of a teleoconch whorl, x 120.

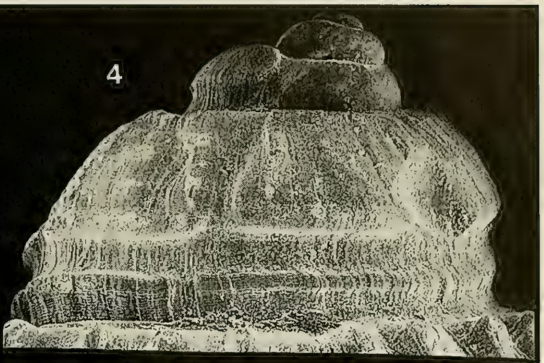
Fig. 6. *Globulitopa rotundata* n. sp., holotype; bore Kłęby 1/37; core 260,5–261,5 m; (higher) Bathonian (BGR, X 9593). Upper part of a shell in side view, x 103.

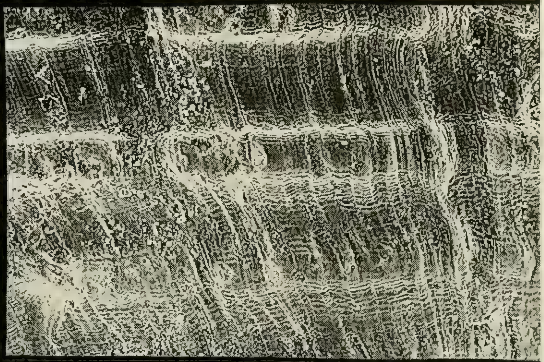
Fig. 7. *Globulitopa rotundata* n. sp., paratype; bore Kłęby 1/37; core 257,8–258,3 m; (higher) Bathonian. BGR, X 4669 (orig. Gründel 1977 to "sp. 9"). Protoconch in apikal view, x 178.

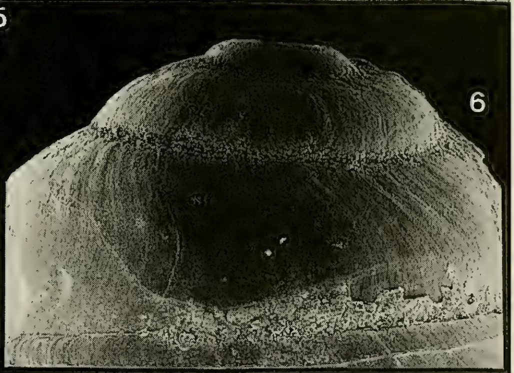

1

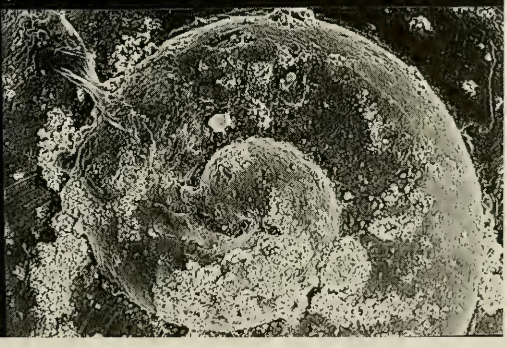

2


3


4


5


6


7

Tafel 9

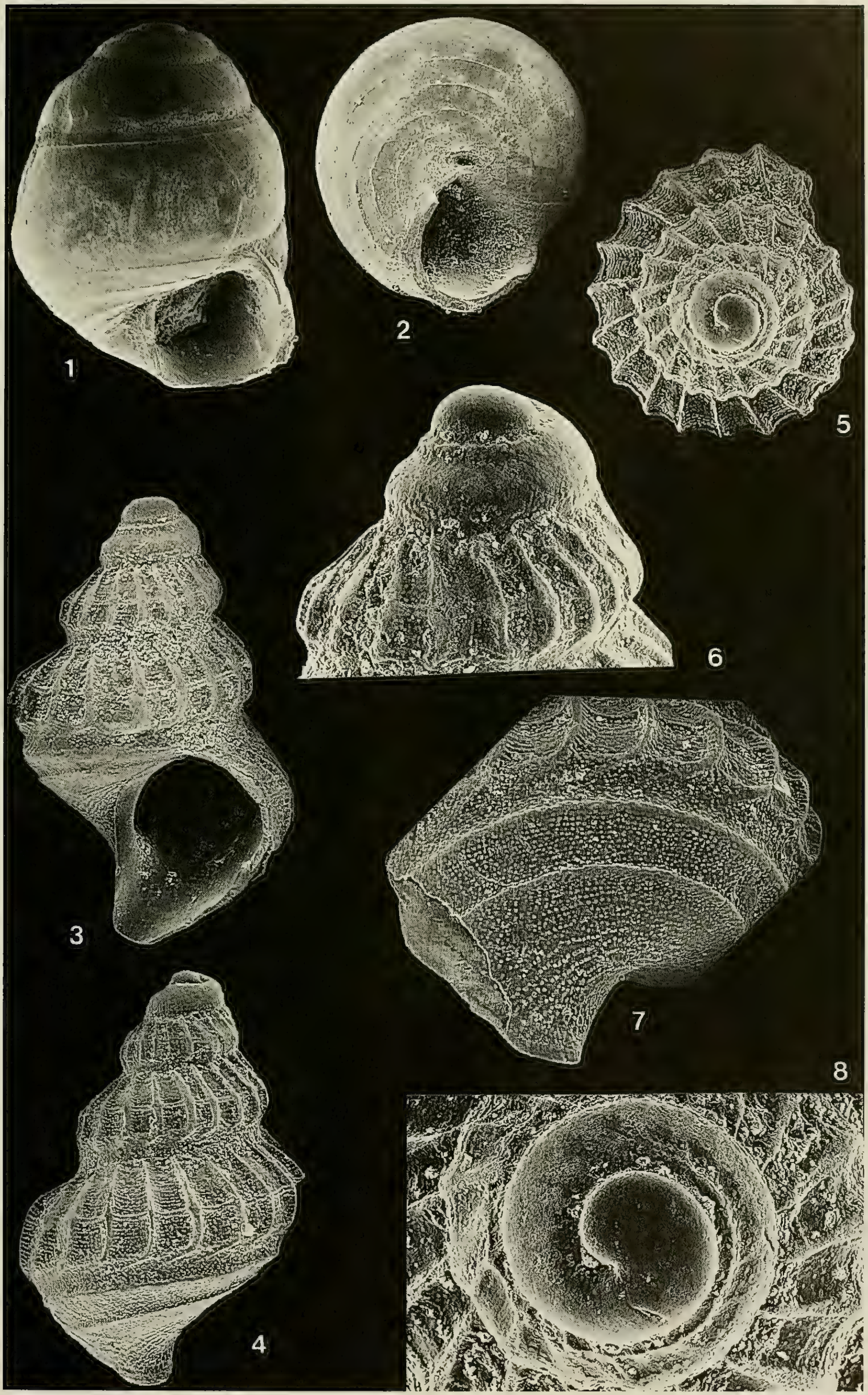
Fig. 1–2. *Globulitopa rotundata* n. sp., Holotypus; Brg. Kłęby 1/37; KM 260,5–261,5 m; (höheres) Bathonium (BGR, X 9593). G in Seiten- und Basalansicht, x 43.

Fig. 3–8. *Prisciophora* n. sp.; Brg. Kłęby 1/37; KM 244,8–245,7 m; oberes Unter- bis unteres Mittelcallovium (BGR, X 9594).
3–5 = G in zwei Seitenansichten und Dorsalansicht, x 85; 6 = G-Spitze in Seitenansicht, x 195; 7 = Basis mit Feinskulptur, x 130; 8 = Protoconch von dorsal, x 245.

Plate 9

Fig. 1–2. *Globulitopa rotundata* n. sp., holotype; bore Kłęby 1/37; core 260,5–261,5 m; (higher) Bathonian (BGR, X 9593). Shell in side and umbilical view, x 43.

Fig. 3–8. *Prisciophora* n. sp.; bore Kłęby 1/37; core 244,8–245,7 m; upper Lower to lower Middle Callovian (BGR, X 9594).
3–5 = shell in two side views and in apical view, x 85; 6 = upper part of the shell in side view, x 195; 7 = umbilical side with microsculpture, x 130; 8 = protoconch in apical view, x 245.


1
2
5
6
3
7
8
4

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 261	18 S., 7 Abb.	Stuttgart, 29. 5. 1998

Ctenosauriscus koeneni (v. Huene) und der Rauisuchier von Waldshut – Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu *Chirotherium sickleri* Kaup

Ctenosauriscus koeneni (v. Huene) and the rauisuchian reptile from Waldshut – Biomechanical interpretation of the vertebral column and relations to *Chirotherium sickleri* Kaup

Von Klaus Ebel, Markdorf, Franz Falkenstein, Dogern,
Frank-Otto Haderer, Denkendorf & Rupert Wild, Stuttgart

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Mit 7 Abbildungen

Summary

The new find of a poposaurid rauisuchian reptile from the Upper Buntsandstein of Waldshut is either closely related to *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) or even attributable to this species. Its osteological features and a biomechanical analysis of the function of the vertebral column of *Ctenosauriscus* as reconstructed by Krebs (1969) demonstrate that *Ctenosauriscus* was a facultative biped. It is highly probable that *Ctenosauriscus* produced tracks of the ichnospecies *Chirotherium sickleri* Kaup with a footprint length of approximately 150 mm and a ratio of stride to foot length of about 5:1. The habitus picture of *Ctenosauriscus* as the producer of bipedal chirotheriid tracks is reconstructed.

Zusammenfassung

Der Neufund eines poposauriden Rauisuchiers im Oberen Buntsandstein von Waldshut ist mit *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) sehr nahe verwandt oder sogar dieser Art zuzuordnen. Aufgrund seiner osteologischen Merkmale und einer biomechanischen Funktionsanalyse an dem von Krebs (1969) rekonstruierten Wirbelsäulenrest von *Ctenosauriscus* wird gefolgert, daß *Ctenosauriscus* fakultativ biped war. Sehr wahrscheinlich erzeugte *Ctenosauriscus* Fährten der Ichnospecies *Chirotherium sickleri* Kaup mit einer Trittsiegellänge des Hinterfußes von etwa 150 mm und einem Verhältniswert Stride zu Fußlänge von etwa 5:1. Es wird ein Habitusbild von *Ctenosauriscus* als Erzeuger bipeder chirotheriider Fährten gegeben.

Inhalt

1. Verwandtschaftliche Beziehungen und Altersstellung des Waldshuter Rauisuchiers (R. Wild & F. Falkenstein) 2
2. Zur Biomechanik der Wirbelsäule von *Ctenosauriscus* (K. Ebel) 5
   2.1. Biomechanik des Dornfortsatzes als Analogon zum Seilträger eines Auslegerkrans 6
   2.2. Gleichgewichtsbetrachtung der Kräfte in der Schulterregion eines rezenten Elchs 8
   2.3. Funktion der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) 12
3. *Ctenosauriscus* und *Chirotherium* (F.-O. Haderer). 15
4. Literatur 17

Vorwort

Mit der folgenden Abhandlung haben wir uns das Ziel gesetzt, durch interdisziplinäre Zusammenarbeit von Osteologie, Biomechanik und Palichnologie eine Deutung der rauisuchiden Reptilgattung *Ctenosauriscus* Krebs (1969) und der von Rauisuchiern erzeugten Fährten vom Typ *Chirotherium* zu geben. Zugleich soll der biologische Zusammenhang zwischen der Fährte einer *Chirotherium*-Art und ihrem Erzeuger aufgezeigt werden. Die biomechanische Interpretation der Wirbelsäule von *Ctenosauriscus* steht dem paläobiologischen Befund nicht entgegen. Die anfangs konträren Ansichten der Autoren konnten zu einer einheitlichen Darstellung soweit zusammengefaßt werden, daß eine Lösung des „*Chirotherium*-Problems“ zumindest für eine Fährten- und Tierart in den folgenden drei Kapiteln präsentiert werden kann.

Dank

Wir danken Herrn Dr. G. Schweigert für kritische Durchsicht des Manuskripts, Herrn H. Lumpe, ehemals Fotograf am Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, für die Fotoaufnahme des Iliums des Waldshuter Rauisuchiers sowie Herrn Präparator D. Hagmann für die mit viel Geschick und Interesse ausgeführte Präparation der Wirbeltierreste aus dem Buntsandstein von Waldshut.

1. Verwandtschaftliche Beziehungen und Altersstellung des Waldshuter Rauisuchiers

R. Wild & F. Falkenstein

Von Sommer 1989 bis Frühjahr 1991 sammelte einer von uns (F. F.) in einer Baugrube für den Erweiterungsbau der Brauerei Waldhaus bei Waldshut eine artenreiche Wirbeltierfauna aus dem Oberen Buntsandstein auf (Falkenstein 1991, 1994) und übergab sie dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Ein Teil der Knochen und Zähne wurde in der Zwischenzeit präpariert, ein weiterer Teil befindet sich dort noch in der Präparation. Nach Abschluß der schwierigen und zeitaufwendigen Präparationsarbeiten soll die Gesamtfauna monographisch bearbeitet werden. Die bislang präparierten Wirbeltierreste verteilen sich auf die Fischgruppen der Selachier, Dipnoer und Actinopterygier, auf die Labyrinthodonten, Nothosaurier, Prolacertilier, wenige *Chirotherium*-Fährten und Rauisuchier. Von letzteren werden hier einige Reste beschrieben, unter anderem ein linkes Ilium. Es ist für die teilweise Lösung des „*Chirotherium*-Problems“ von großer Bedeutung. Dieses Ilium ermöglicht sowohl die systematische Zuordnung des Waldshuter Rauisuchiers als auch

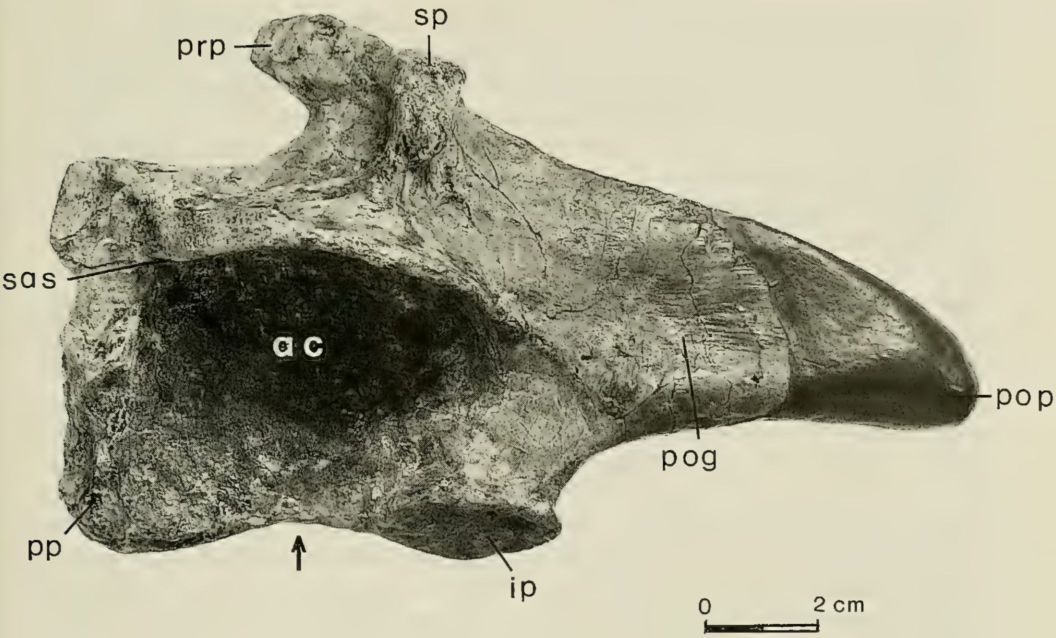


Abb. 1. Waldshuter Rauisuchier, SMNS, linkes Ilium.
Abkürzungen: ac = Acetabulum; ip = Ischium-Fortsatz; pog = postacetabulare Grube; pop = postacetabularer Fortsatz; pp = Pubisstiel; prp = praeacetabularer Fortsatz; sas = supraacetabularer Wulst; sp = supraacetabularer, höckerartiger Fortsatz; Pfeil: ventral eingebuchteter Rand des Acetabulums.

Aussagen über die Art seiner Fortbewegungsweise und somit die Erzeugung eines bestimmten chirotheriiden Fährtentyps, nämlich jenes von *Chirotherium sickleri* Kaup (Haderer et al. 1995: 22f.; siehe Kapitel 3).

Das Ilium (Abb. 1) hat ein stark eingetieftes Acetabulum, das von einem ausgeprägten supraacetabularen Wulst dorsal begrenzt wird. Dieser verläuft nach posterior über eine Vertiefung in den breiten, kurzen postacetabularen Fortsatz aus. Von ihm entsprangen der Musculus iliotibialis und der M. iliofibularis (Colbert 1961: 72), die zusammen mit dem M. iliofemoralis für die aufgerichtete Stellung der Hintergliedmaßen verantwortlich sind. Das hintere Ende des postacetabularen Fortsatzes ist ergänzt. Der verstärkte praeacetabulare Fortsatz liegt etwa in der Mitte des Ilium hoch über dem Acetabulum. In ähnlicher Ausbildung ist er auch bei dem poposauriden Rauisuchier *Bromsgroveia* aus der Mitteltrias von England vorhanden (Galton 1985: 5ff., Fig. 2 E–I, Fig. 4 H, J; Benton & Gower 1997: 82f., Fig. 10). Der Mitte des Iliums zu grenzt der praeacetabulare Fortsatz an eine posteriorwärts eingetiefte Grube, die zum Beispiel auch bei *Postosuchus*, einem poposauriden Rauisuchier aus der Obertrias von Texas, vermutlich als Muskelansatzstelle ausgebildet ist (Chatterjee 1985: 422f., Fig. 10). Von ihr erhebt sich, deutlich vom supraacetabularen Wulst getrennt, ein subvertikal nach dorsal verlaufender, höckerartiger Fortsatz, der supraacetabulare Fortsatz. Von ihm entspringt sehr wahrscheinlich der M. iliofemoralis (Charig 1972: 30ff.). Als zum Femur ziehender Adduktor-Muskel bewirkt er, zusammen mit dem M. iliotibialis und dem M. iliofibularis, die aufgerichtete Stellung der Hintergliedmaßen. In gleicher Position und ähnlicher Ausbildung findet er sich bei dem biped laufenden Rauisuchier *Poposaurus* (COLBERT 1961: 69ff., Fig. 33) aus der Obertrias von Wyoming. Dieser mächtige Muskelansatzhöcker (Abb. 1, sp) ist für die Zuordnung des Waldshuter Iliums zu den poposauriden Rauisuchiern von entscheidender Bedeutung. Denn bei der anderen Familie der Rauisuchier (diese werden im Sinne von LONG & MURRY 1995 als monophyletische Einheit betrachtet), bei den Rauisuchidae, fehlt dieser Muskelhöcker.

Während sich die Rauisuchiden offenbar ausschließlich quadruped fortbewegten (LONG & MURRY 1995: 119), waren einige oder vielleicht sogar alle Vertreter der Familie Poposauridae fakultativ biped oder gänzlich biped, wie zum Beispiel *Poposaurus* (COLBERT 1961) oder *Postosuchus* (CHATTERJEE 1985; siehe jedoch LONG & MURRY 1995: 143ff.; 163, Fig. 148). Weitere für die poposauriden Rauisuchier charakteristische Merkmale am Waldhauser Ilium sind der verstärkte Pubisstiel, der etwas schräg nach anteroventral gerichtete, verdickte Ischium-Fortsatz, die hinter dem supraacetabularen Wulst im postacetabularen Fortsatz gelegene postacetabulare Grube und der ventral eingebuchtete Rand des Acetabulum (LONG & MURRY 1995: 142). Diese Merkmale kennzeichnen auch das Ilium des Poposauriden *Bromsgroveia* aus dem Anis von England (GALTON 1985: 5ff.; Fig. 2 E–I; Fig. 4, H, J; LONG & MURRY 1995: 142, Fig. 147; BENTON & GOWER 1997: 82f.; Fig. 9, 10). *Bromsgroveia* ist stratigraphisch nur wenig jünger als der Waldshuter Rauisuchier. Letzterer und *Bromsgroveia* waren fakultativ biped, konnten also auf den Hinterbeinen laufen.

Neuestes Ergebnis der Präparation der Waldshuter Wirbeltierfauna sind *Ctenosauriscus*-ähnliche Dorsalwirbel. Sie zeichnen sich durch dorsad extrem verlängerte, leicht gebogene, seitlich stark abgeplattete und im anteroposterioren Querschnitt sehr schmale Dornfortsätze aus. Es wird davon ausgegangen, daß diese Wirbel der gleichen Rauisuchier-Art angehören, von der das Ilium stammt. Denn bei der Seltenheit der Rauisuchier ist nicht anzunehmen, daß aus der gleichen Fundschicht im oberen Rötquarzit (nach FALKENSTEIN & KRÄMER 1990) des Oberen Buntsandsteins, bzw. dem Violetten Horizont 5 (nach ORTLAM 1970), mehr als eine Art von Rauisuchiern vorkommt. Außerdem befinden sich noch einige Wirbel im natürlichen Skelettverband, was auf das ursprüngliche Vorhandensein eines Skelettes an der Fundstelle hinweist. In ihrer Morphologie und in den Abmessungen entsprechen diese Wirbel jenen des Pseudosuchiers *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) (KREBS 1969). Sie sind entweder dieser Art zuzuordnen oder gehören zu einer nahe verwandten Form, was erst nach Abschluß der Präparation aller Waldhauser Knochen geklärt werden kann. Aus der Übereinstimmung der Skelettelemente des Waldshuter Rauisuchiers mit jenen von *Ctenosauriscus* geht außerdem hervor, daß *Ctenosauriscus* ein poposaurider Rauisuchier war und biped laufen konnte.

Zwischen dem Vorkommen des Waldshuter Rauisuchiers und *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) bestehen allerdings stratigraphische Unterschiede. Ersterer stammt aus dem Oberen Buntsandstein. Nach KREBS (1969: 711 f.) und aufgrund eines in der Begleitfauna von Waldshut vorkommenden Teilskeletts eines jugendlichen Exemplars von *Tanystropheus antiquus* v. HUENE (WILD 1980a,b) gehört das Röt des Oberen Buntsandsteins bereits ins Anis, in die Unterstufe des Aege und hat somit bereits mitteltriassisches Alter (vergl. HADERER et al. 1995: 7). Letzterer, *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE), stammt aus dem Buntsandstein der Solling-Folge, also dem oberen Mittleren Buntsandstein (schriftl. Mitt. Dr. J. LEPPER, Hannover). Sein stratigraphisches Alter ist oberes Scyth bzw. Spath. Der Bausandstein der Solling-Folge wird mit den Karneol-Dolomit-Schichten des obersten Mittleren Buntsandsteins bzw. dem Violetten Horizont 2 (VH2) sensu Ortlam (1970) im Südschwarzwald korreliert. *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) ist somit etwa 2 Millionen Jahre älter als der Waldshuter Rauisuchier.

In ihrer Beschreibung von Skeletteilen des poposauriden Rauisuchiers *Bromsgroveia walkeri* Galton aus dem Anis der English Midlands erwähnen Benton & Gower (1997: 86f.; Fig. 16 C, D) einen 55 cm langen, schmalen Dornfortsatz eines ?ctenosaurisciden Archosauriers. Da dieses Knochenfragment, trotz des etwas unterschiedlichen Querschnitts, den verlängerten Dornfortsätzen von *Ctenosauriscus* ähnelt und von der *Bromsgroveia*-Fundstelle Sidmouth in Devon stammt, ist es sehr wahrscheinlich, daß es, wie die anderen Einzelknochen, *Bromsgroveia* zuzuordnen ist. Denn kein einziger der beschriebenen Wirbel von *Bromsgroveia* ist mit Fortsatz erhalten. Wahrscheinlich hatte auch *Bromsgroveia* hohe *Ctenosauriscus*-ähnliche Dornfortsätze ausgebildet.

Mit *Hypselorhachis mirabilis* Charig aus der Mitteltrias von Tanganyika (Appleby et al. 1967: 714; Krebs 1969: 705), der vielleicht sogar zu dem von der gleichen Fundstelle stammenden „*Mandasuchus*“ gehört, und *Lotosaurus adentus* Zhang aus der Mitteltrias von China sind Rauisuchier auch außerhalb Europas bekannt geworden. Daraus kann gefolgert werden, daß dieser zu den Poposauriden zählende Rauisuchier-Typ mit einem durch die hohen Dornfortsätze gebildeten Rückenkamm und der Tendenz zur bipeden Lokomotion bereits in der Mitteltrias auf Pangaea verbreitet war. Er kommt aber offenbar noch in der Obertrias vor, wie *Heptasuchus clarki* Dawley, Zawiskie & Cosgriff aus der Popo Agie-Formation von Wyoming belegt (Dawley et al. 1971: 1430). Deshalb ist die von Krebs (1969) für *Ctenosauriscus* gegebene Deutung des Rückenkamms als „Segel“ zur Thermoregulation oder als Imponiergebilde – hier auf diesen, wie oben charakterisierten Rauisuchier-Typ übertragen – weniger wahrscheinlich als seine biomechanische Interpretation in Verbindung mit der Lokomotion. Bestimmte chirotheriide Fährten, nicht nur aus dem Buntsandstein Mitteleuropas, sondern auch in der Mittel- und Obertrias Englands, Frankreichs und Spaniens, von Nord- und Südamerika (Leonardi 1994) sowie Nord- und Südafrika könnten zur Klärung dieser Frage beitragen.

2. Zur Biomechanik der Wirbelsäule von *Ctenosauriscus*

K. Ebel

Bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) sind die Dornfortsätze, insbesondere die der Rückenwirbel, an ihren oberen Enden extrem verlängert und zum Teil erheblich gekrümmt. Sie sind seitlich abgeflacht; ihr Querschnitt hat die Form eines schmalen Rechtecks. Dies deutet auf eine adaptiv angestrebte Vergrößerung des Widerstandsmoments der Dornfortsätze hin und legt somit nahe, daß die Ursache für die Verlängerung der Dornfortsätze in einer biomechanischen Funktion zu suchen ist, das heißt, in einer Anpassung an einen gegenüber Vorläuferformen geänderten Verlauf der im Skelett, insbesondere der Wirbelsäule, wirkenden Kräfte bzw. an eine Änderung der Größe der wirkenden Kräfte.

Bisher wurden die Dornfortsätze der Wirbelsäule bei Tetrapoden anscheinend noch nie einer eingehenden Untersuchung hinsichtlich ihrer biomechanischen

Funktion unterzogen. Dies ist umso erstaunlicher, als die Dornfortsätze eine große Variabilität bezüglich ihrer Form, Struktur, Länge und Richtung aufweisen. Möglicherweise haben jedoch gerade diese großen morphologischen Unterschiede das Erkennen von biomechanischen Gesetzmäßigkeiten verhindert.

2.1. Biomechanik des Dornfortsatzes als Analogon zum Seilträger eines Auslegerkrans

Die besondere Ausbildung der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) gibt zu erkennen, daß sich bei dieser Rauisuchier-Art gegenüber ihren Vorfahren die vertikale Belastung der Wirbelsäule erheblich geändert haben dürfte. Als Ursache dafür sind zwei mögliche Veränderungen in der Lebensweise zu erwägen, nämlich der Übergang von der semi-aquatischen Lebensweise zum Landleben und/oder der Übergang vom quadrupeden zum bipeden Gang. Beide Änderungen müssen zu einer erheblichen Mehrbelastung der Wirbelsäule durch im wesentlichen vertikal wirkende Kräfte führen.

Waren es bei den Fischahnen hauptsächlich die lateralen Muskelstränge, die für die schnelle Fortbewegung sorgten, so gewinnen nun bei den Tetrapoden die Muskeln in der Vertikalen an Bedeutung. Um den Körper auf Beinen tragen zu können, muß die Wirbelsäule so umkonstruiert werden, daß die auftretenden Gewichtskräfte über die Beine zum Boden übertragen werden können. Dazu müssen vertikal ausgerichtete Hartteile vorhanden sein, an denen Muskeln aufgehängt werden können, welche vertikale Komponenten von Kräften zum Boden leiten können. Ein Teil dieser Aufgabe kann von den Dornfortsätzen übernommen werden, die bei einem horizontal orientierten Wirbeltier die obersten Knochenteile des Rumpfes darstellen. Die dabei in den Muskelfasern auftretenden Kräfte sollen möglichst gering sein. Dies kann mit langen Dornfortsätzen am wirkungsvollsten erreicht werden. Mit einem Analogon aus der Technik soll dieser Sachverhalt veranschaulicht werden. Zwar gibt es keine technische Konstruktion, die die Aufgaben einer Wirbelsäule vollständig nachahmt, doch wird die Funktion der Dornfortsätze durch den Seilträgeraufsatz eines Auslegerkrans gut wiedergegeben. Der über dem Mast auf dem Mittelstück des Auslegers montierte Seilträger übt die gleiche Funktion wie ein Dornfortsatz aus. Abb. 2 soll prinzipiell die dabei auftretenden Kräfte zeigen. In dem über den Seilträger verlaufenden Seil treten Zugkräfte auf, in dem gelenkig aufgehängten Ausleger selbst Druckkräfte. Aus Gleichgewichtsgründen muß der gehobenen Last G_1 auf der anderen Seite des Krans ein Gewicht G_2 gegenüberstehen. In Abb. 2 sind die an dem Punkt K wirkenden Zug- und Druckkräfte bei unterschiedlicher Länge des Seilträgers bzw. eines Dornfortsatzes einander gegenübergestellt. Man erkennt, daß bei einem kurzen Seilträger bzw. Dornfortsatz beachtliche Druck- und Zugkräfte vorhanden sind, die die äußeren Kräfte ganz erheblich übersteigen können. Es ist ein ökonomisches Evolutionsprinzip, daß diese Kräfte möglichst gering gehalten werden. Durch eine Verlängerung der Dornfortsätze und damit eine Vergrößerung des Winkels zwischen Seil und Ausleger bzw. zwischen Wirbelsäule und Sehnen (= Sehnenwinkel) kann dies am wirkungsvollsten erreicht werden. Die Verlängerung des Seilträgers führt zu einer beträchtlichen Verringerung der Zug- und Druckkräfte. Selbstverständlich ändert diese Verlängerung an den vorhandenen äußeren Kräften nichts. Lediglich die Zugbelastung der Seile und die Druckkraft in dem Ausleger werden reduziert. Im Auflagerpunkt wirkt den Gewichtskräften eine gleich große

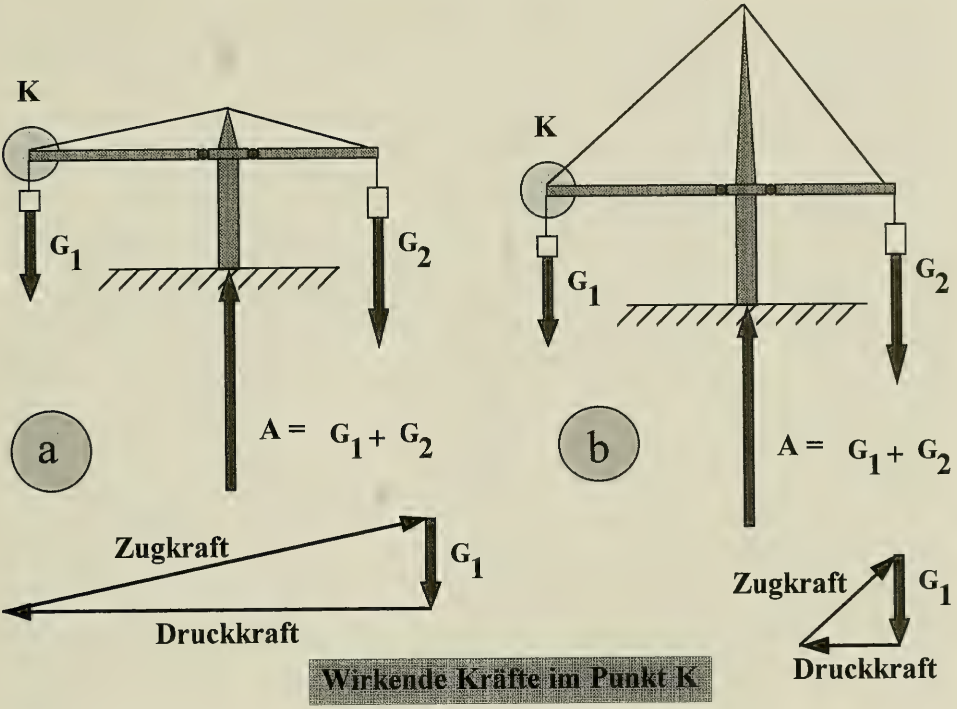


Abb. 2. Wirkende Kräfte an der Kraftangriffsstelle (K) eines Kranauslegers oder analog am Teil einer Wirbelsäule, dargestellt durch Pfeile. Die Länge der Pfeile ist ein Maß für die Größe der wirkenden Kräfte im Vergleich zur äußeren Kraft G_1. A = Auflagerkraft. Man sieht, daß die Zug- und Druckkraft bei längerem Seilträger bzw. Dornfortsatz (b) erheblich geringer sind als bei einem kürzeren (a). G_2 stellt das für Gleichgewicht erforderliche Gegengewicht dar.

Kraft entgegen und stellt so das Gleichgewicht her. Die Dornfortsätze stellen somit ein sehr wichtiges Element für die Kraftübertragung zum Boden dar, und mit ihrer Verlängerung sind erhebliche Vorteile durch Verringerung der auftretenden Muskelbelastung verbunden.

Beim Übergang zum Landleben mußte das Problem der Wirbelsäulenumbildung von Wirbeltieren als erstes gelöst werden. Eine semi-aquatische Lebensweise dürfte dafür die günstigsten Voraussetzungen geboten haben. Sie ermöglichte einen zunehmend längeren Aufenthalt an Land und das Tragen des Körpers auf den Beinen, bis schließlich der Gang auf vier Beinen vollständig erreicht worden war. Der Übergang von der Vierfüßigkeit zur Bipedie vergrößerte die Belastung der Wirbelsäule noch zusätzlich. Nachdem diese aber erst einmal für die Anforderungen des Lebens an Land umgebildet war, stellte die höhere Belastung kein grundsätzlich neues Problem mehr dar. Sie machte aber besondere Abänderungen erforderlich, zu denen vermutlich auch eine Vermehrung von Gehirnfunktionen gehörte, da der bipede Gang höhere Anforderungen an die Kontrollfähigkeit stellt als die quadrupede Fortbewegungsweise.

Die Länge der Dornfortsätze und deren Längenverteilung über der Wirbelsäule bieten ein ausgezeichnetes Hilfsmittel, um die Eignung eines fossilen Wirbeltiers zum Leben auf dem festen Land und seine Fähigkeit zu quadrupedem oder bipedem Gang beurteilen zu können.

2.2. Gleichgewichtsbetrachtung der Kräfte in der Schulterregion eines rezenten Elchs

Durch seine auffällig langen Dornfortsätze gibt sich *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) klar als terrestrisches Tier zu erkennen, da diese als Anpassung an relativ hohe zu übertragende Kräfte aufzufassen sind. Es stellt sich aber die Frage, warum bei *Ctenosauriscus* die Dornfortsätze so enorm verlängert sind, wenn doch anscheinend bei anderen Formen Bipedie auch mit wesentlich kürzeren Dornfortsätzen möglich wurde. Bezüglich der Funktion der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus* kann ein Vergleich mit der Ausbildung der Wirbelsäule bei rezenten Säugetieren weiterhelfen. Bei quadrupeden Säugetieren wird das Gewicht während der schnellen Fortbewegung hauptsächlich über die Vorderbeine auf den Boden übertragen, während die Hinterbeine vorwiegend dem Antrieb dienen. Dies wird besonders augenfällig bei Formen mit schwerem Kopf und damit auftretenden großen Vertikalkräften, bezogen auf das zierliche Skelett. Als Beispiel soll der in Abb. 3 dargestellte Elch dienen. Bei diesem Skelett sind die Dornfortsätze der Brustwirbel im Schulterbereich erheblich verlängert, während die der übrigen vorderen Hals- und hinteren Rückenwirbel im wesentlichen konstante und mäßige Längen aufweisen. Verfolgt man die Richtung der Dornfortsätze im Schulterbereich, so stellt man fest, daß sie recht ge-

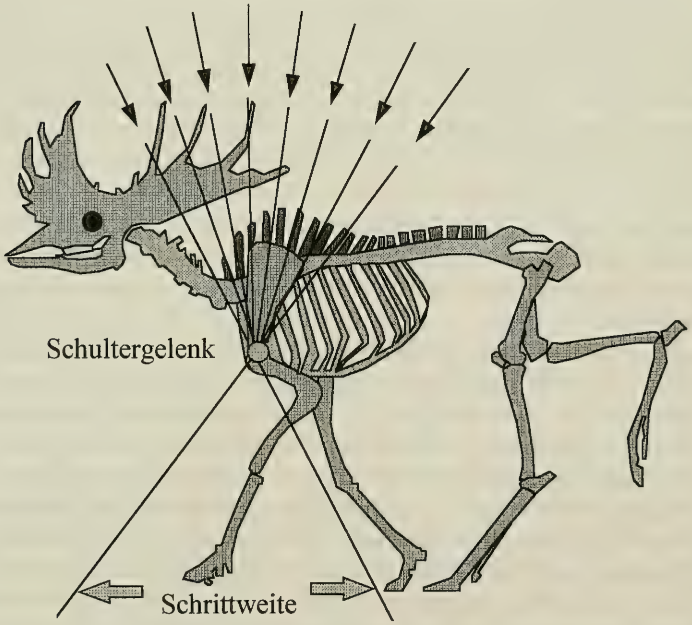


Abb. 3. Richtungen der resultierenden Gewichts- und Trägheitskräfte bei einem rezenten Elchskelett während eines Schritts bei der Übertragung über Wirbelsäule, Schultergelenk und Vorderfüße auf den Boden. Die Pfeile sollen die jeweils herrschende Richtung der auf die Dornfortsätze wirkenden Druckkraft während eines Schrittes andeuten, sagen aber nichts über deren Größe aus.

nau in Richtung des Schultergelenks ausgerichtet sind. Dies ist deshalb notwendig, weil über ein Gelenk nur Kräfte, aber keine Momente übertragen werden können und die Wirkungslinie der zu übertragenden Kraft aus Gleichgewichtsgründen zu jedem Zeitpunkt des Bewegungsablaufs genau durch Schultergelenk und Vorderfuß verlaufen muß. Während eines Schritts werden so alle Dornfortsätze nacheinander belastet. Dieser Zusammenhang soll weiter unten anhand einer Gleichgewichtsbetrachtung der auftretenden Kräfte gezeigt werden. Wichtig für den Vergleich mit *Ctenosauriscus* ist die Ausrichtung der Dornfortsätze auf einen bestimmten Punkt.

Möglicherweise könnte irritieren, daß die Wirkungslinien der Kräfte in Abb. 3 sowie in den folgenden Abb. 5 und 6 nicht stets den Hartteilen des Skeletts folgen. Diese Anordnung der Skeletteile ist keineswegs zufällig entstanden, sondern adaptiv angestrebt. Für ein springendes oder galoppierendes Tier ist es nämlich sogar sehr vorteilhaft, wenn die zum Boden gerichteten Kräfte nicht auf einer geradlinigen knöchernen Verbindung übertragen werden, denn dann können die beim Aufsprung auf den Boden auftretenden hohen dynamischen Kräfte durch Muskeln und Sehnen in ähnlicher Weise abgefedert und damit verringert werden wie es BENNETT & TAYLOR (1995) für Känguruhs gezeigt haben. Für Gleichgewichtsbetrachtungen ist es aber unerheblich, wie die Kräfte in der Verbindung zwischen zwei eindeutig bekannten Angriffspunkten auf einer Wirkungslinie verlaufen. Es muß dabei zwischen äußeren und inneren Kräften unterschieden werden. Äußere Kräfte sind diejenigen, die das System bewegen, also in diesem Falle den sich fortbewegenden Elch, und solche, die es im Gleichgewicht halten. Als äußere Kräfte treten Gewichtskräfte, Trägheitskräfte, die aus der beschleunigten Masse des Tieres resultieren, sowie Auflager- und Reibungskräfte an der Berührungsstelle der Füße mit dem Boden auf. Innere Kräfte sind alle diejenigen, die die äußeren Kräfte durch den Körper leiten und an Knochen, Muskeln und Sehnen, also an allen beanspruchten Teilen des Körpers angreifen. Durch Gleichgewichtsbetrachtungen kann der Verlauf der inneren Kräfte ausnahmsweise dann einfach ermittelt werden, wenn ihre Wirkungslinien bekannt sind, zum Beispiel bei der Zugkraft einer Sehne. Im allgemeinen bleibt das Wirken der inneren Kräfte für Gleichgewichtsbetrachtungen jedoch unberücksichtigt, da es dafür ohne Bedeutung ist.

Abb. 4a soll diesen Zusammenhang veranschaulichen, in der eine an einem Haken aufgehängte Last gezeigt wird. Bekanntlich ist dieses System dann im ruhenden Gleichgewicht, wenn sich der Schwerpunkt der Last genau senkrecht unter dem Aufhängepunkt befindet. Die zur Einhaltung des Gleichgewichts erforderliche Seilkraft entspricht derjenigen der Last und wirkt ihr auf der gleichen Wirkungslinie entgegen. Wie dabei die Last durch den Haken geleitet wird, welche Form dieser hat und welche Kräfte und Momente in ihm wirken, ist für die Ermittlung des Gleichgewichtszustands des Systems unerheblich. Es muß lediglich gewährleistet sein, daß die Verbindung zwischen den Angriffspunkten der äußeren Kräfte die auftretende Belastung aufnehmen kann und nicht unter den wirkenden Kräften zerbricht. Um die inneren Kräfte des Hakens an einer betrachteten Stelle ermitteln zu können, denkt man ihn sich hier durchgetrennt und überlegt, welche Kräfte und Momente an der Schnittstelle anzubringen sind, um den ursprünglichen Gleichgewichtszustand wieder zu erreichen. Durch den gedachten Schnitt werden die inneren Kräfte zu äußeren gemacht. Die Ermittlung der inneren Kräfte ist im allgemeinen erheblich schwieriger als die der äußeren Kräfte. Der Vorteil bei Gleichgewichtsbetrachtungen liegt gerade in der zulässigen Vernachlässigung der inneren Kräfte.

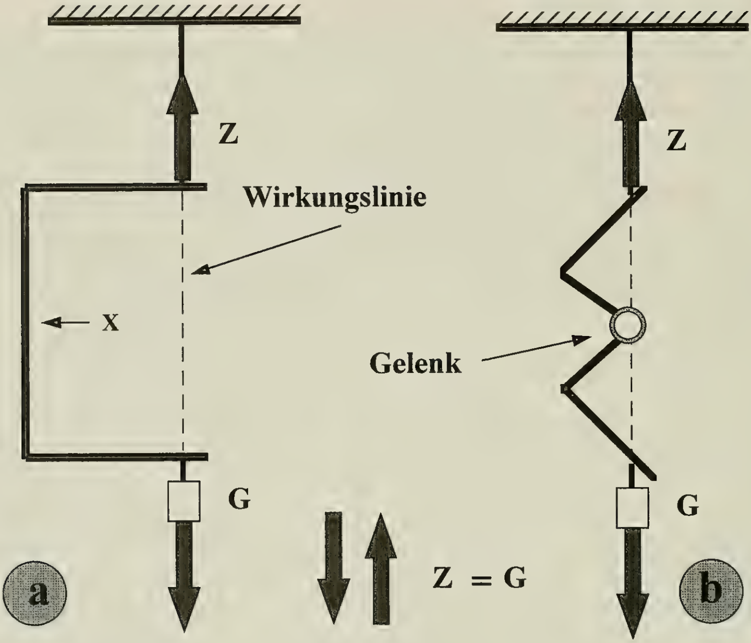


Abb. 4. Zur Verdeutlichung des Unterschieds zwischen äußeren und inneren Kräften.
A: Der Gleichgewichtszustand einer an einem Haken aufgehängten Last kann ermittelt werden, ohne daß der Verlauf der inneren Kräfte in dem Haken bekannt zu sein braucht. Auch die Form des Hakens ist für die Ermittlung der äußeren Kräfte unerheblich.
B: Ausrichtung des Hakens, wenn dieser an der mit x bezeichneten Stelle ein Gelenk erhält. Dann richtet er sich so aus, daß die Wirkungslinie der Kräfte durch das Gelenk verläuft.
G = Gewicht, Z = Seilkraft

Auch widerspricht es möglicherweise der Erfahrung bezüglich des Wirkens unserer eigenen Gelenke, daß diese scheinbar nicht in der Lage sein sollten Momente zu übertragen, obwohl wir doch Momente (Kraft x Hebelarm) über sie leiten, etwa beim Tragen einer Last auf den Armen über die Ellbogengelenke. Belastet werden hierbei jedoch die Muskeln und Sehnen, die einen gewissen Abstand vom Gelenk einhalten und uns so seine sinnvolle Nutzung ermöglichen. Bei Überschreitung der maximal erträglichen Belastbarkeit geben die Muskeln nach, und jedes Gelenk richtet sich so aus, daß es nicht mehr durch ein Moment belastet werden kann. Diese Ausrichtung ist in Abb. 4b beim Wirken einer Zugkraft dargestellt, indem in den rechtwinkligen Haken aus Abb. 4a ein Gelenk eingefügt wurde. Würde bei dem Elch die Wirkungslinie nicht durch das Schultergelenk verlaufen, würde der Gang des Tieres stark beeinträchtigt, und es müßte stürzen.

In Abb. 5 wird eine Gleichgewichtsbetrachtung eines Teils der über die Vorderbeine des dargestellten Elchs übertragenen Kräfte angestellt, jenes Anteils, der einer einfachen Betrachtung ohne Kenntnis von Schwerpunktsposition und Verteilung des Gesamtgewichts auf die drei beim Gehen jeweils momentan am Boden ruhenden Füße zugänglich ist. Dazu wird die Annahme getroffen, daß das Tier sich gerade auf

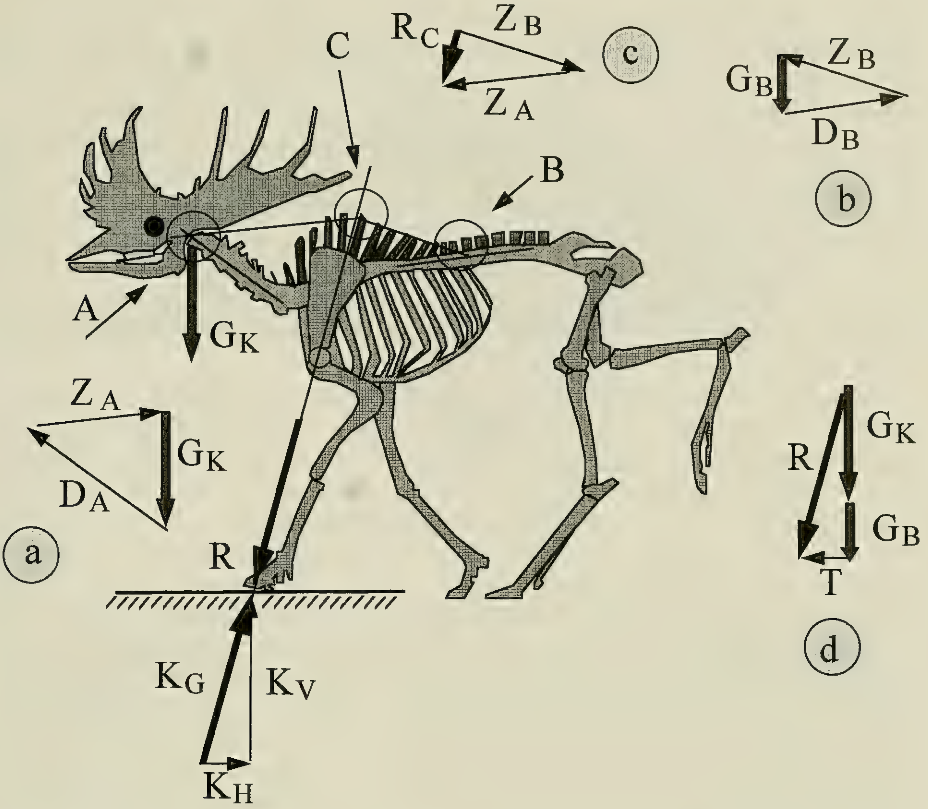


Abb. 5. Betrachtung der über das Schultergelenk zum Boden übertragenen Gewichtsanteile des Kopfes G_K und des zur Kompensation erforderlichen Anteils G_B. Graphische Ermittlung der Kräfte und ihrer Richtungen an den Punkten A, B und C. Z = Zugkraft, D = Druckkraft, G = Gewichtskraft, T = Trägheitskraft, K = resultierende

den linken Vorderfuß abstützt, der rechte abgehoben ist. Die Stellung der Hinterbeine und die über sie übertragenen Kräfte sollen hier außer Betracht bleiben. Wegen der Bedingung, daß die resultierende zum Boden gerichtete Kraft durch Schultergelenk und Fuß verlaufen muß, ist die Richtung der Wirkungslinie eindeutig festgelegt, unabhängig vom konkreten Verlauf der inneren Kräfte durch Rumpf und Bein. Diese Richtung der Wirkungslinie stellt die Vorbedingung für ein Kräftegleichgewicht bei dieser Fußstellung dar. Der Kopf möge das Gewicht G_K besitzen. Die dorsale Rücken- und Halsmuskulatur soll dabei zu einem einzigen Zuggurt zusammengefaßt werden. Dieser verläuft in der Skizze vom Halsende, Punkt A, zu dem Dornfortsatz, der der Kraftwirkungslinie durch das Schultergelenk am nächsten gelegen ist, Punkt C, und von dort weiter zu einem angenommenen Punkt B an einem Wirbelkörper. Hier zeigt sich deutlich die Analogie mit dem Auslegerkran. Im Punkt A läßt sich die Zugkraft Z_A in dem Zuggurt und die auf die Halswirbel wirkende Druckkraft D_A in einem Kräftedreieck ermitteln (Abb. 5a).

Daß Z_A eine Zugkraft sein muß, kann man sich leicht klarmachen, wenn man sich den Gurt durchtrennt vorstellt, denn dann müßte der Kopf herunterfallen. Die hier wirkende Zugkraft muß bei der Einleitung in den Wirbelkörper im Punkt B die gleiche Größe besitzen, jedoch hat sich die Richtung nach der Umlenkung durch den Dornfortsatz im Punkt C geändert. Weiter ist im Punkt B die Richtung der hier wirkenden Druckkraft durch die Richtung der Wirbelkörper vorgegeben. Aus der Größe der vorhandenen Zugkraft Z_B und der Richtung der Druckkraft läßt sich nun der Gewichtsanteil G_B bestimmen, der dieser Kraft das Gleichgewicht hält, sowie die Größe der Druckkraft D_B (Abb. 5b). Die Gewichtsanteile G_K und G_B müssen zum Boden übertragen werden. Um in Abb. 5d die Resultierende R bilden zu können, die exakt die Richtung der Wirkungslinie durch Schulterblatt und Fuß besitzt, ist noch ein Anteil der horizontal wirkenden Trägheitskraft T, die der Fortbewegungsgeschwindigkeit bei dieser Schrittlänge entsprechend ist, in das Kräftedreieck einzufügen.

Der Anteil der resultierenden Druckkraft R, R_C, der über den Dornfortsatz übertragen wird, ergibt sich aus den in diese Richtung wirkenden Komponenten der Zugkäfte Z_A und Z_B (Abb. 5c). Er ist bei dieser Halsstellung recht gering. Es wird also nicht nur ein Gewichtsanteil des Kopfes über den Dornfortsatz zum Boden übertragen, sondern aus Gleichgewichtsgründen analog dem Kran in Abb. 2 ein Gewichtsanteil des Rumpfes. Wird die Stellung der Halswirbelsäule jedoch so geändert, daß sie horizontal ausgerichtet ist, wird der gesamte Gewichtsanteil G_K und G_B über den Dornfortsatz übertragen. Die beachtliche Länge der Dornfortsätze sichert für jede beliebige Halsstellung, insbesondere auch beim Weiden, genügend große Sehnenwinkel, um den Kopf anheben zu können. Bei der in Abb. 5 vorhandenen Beinstellung können Kräfte momentenfrei nur über diesen einen Dornfortsatz geleitet werden. Jeder Beinstellung muß eine eindeutige Kraftübertragung zugeordnet werden können, um dem Tier eine instinktive Gleichgewichtskontrolle zu ermöglichen. Bei der Ausbildung der Dornfortsätze sind also sowohl die Länge als auch ihre Ausrichtung von großer Bedeutung.

Der zum Boden übertragenen Kraft wirkt eine gleich große entgegen, die aus der vertikalen Auflagerkraft sowie einer horizontal wirkenden Reibungskraft besteht, die das Rutschen am Boden verhindert.

Die zum Boden gerichtete Druckkraft soll möglichst genau durch die Längsachse jedes Dornfortsatzes verlaufen. Diese Bedingung ist bei dem dargestellten Elchskelett weitgehend erfüllt. Lediglich die vorderen Dornfortsätze im Halsbereich sowie die letzten des Schulterbereichs weisen nicht exakt zum Schultergelenk und lassen damit erkennen, daß sie bei normaler Schrittlänge nur gering belastet sind. Für jede Stellung der Vorderbeine wird zu jedem Zeitpunkt das Gleichgewicht gesichert. Sie bilden sinngemäß den hier in seiner Neigung veränderlichen Mast des Krans in Abb. 2, der während der Fortbewegung mit seiner Richtung und der der über ihn geleiteten äußeren Kräfte stets in Einklang steht. Demgegenüber kann immer nur einer der fest mit den Wirbeln verbundenen Dornfortsätze über die an ihm aufgehängte Muskulatur Kräfte aufnehmen und in Richtung des Schultergelenks weiterleiten.

2.3. Funktion der Dornfortsätze bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE)

Auch bei der von KREBS (1969) rekonstruierten Wirbelsäule von *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) läßt sich eine Ausrichtung der verlängerten Dornfortsätze an ihrem oberen Ende erkennen (Abb. 6). Da diese vermutlich mit biomechanischen

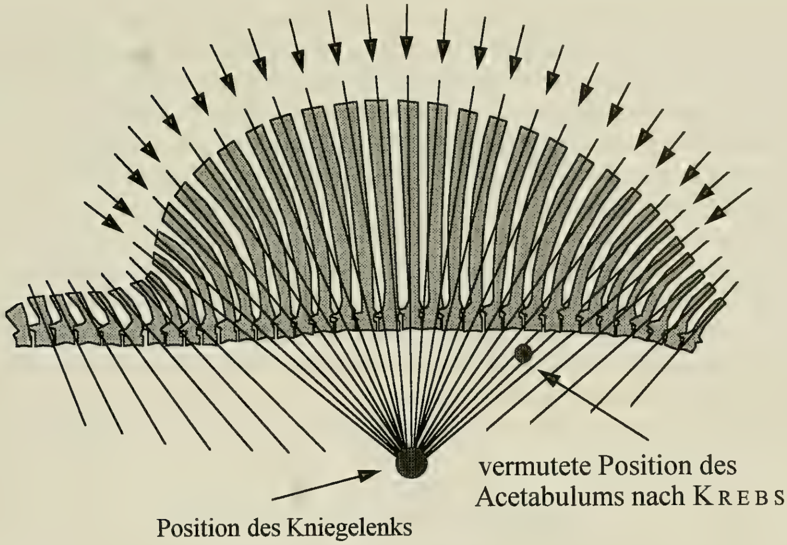


Abb. 6. *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) nach KREBS (1969) mit den Richtungen der in den Dornfortsätzen wirkenden Druckkräfte während eines Schritts. Die Pfeile geben nur die Richtung der momentan wirkenden resultierenden Kraft an, nicht aber deren Größe. Alle Kraftlinien verlaufen durch einen gemeinsamen Schnittpunkt, der sehr wahrscheinlich die Position des Kniegelenks markiert. Lediglich die vordersten und hintersten Dornfortsätze sind nicht auf diesen Punkt gerichtet.

Anforderungen in Zusammenhang steht, dürften die verlängerten Dornfortsätze wie bei dem oben betrachteten Elch aus der Kraftübertragung während der Fortbewegung resultieren. Die oberen Enden der Dornfortsätze sind deshalb für die Kraftrichtung ausschlaggebend, weil hier die Druckkräfte über die Berührungspunkte von Zuggurten mit den Dornfortsätzen eingeleitet werden, entsprechend der Pfeilerspitze in Abb. 2. Im Unterschied zu Abb. 2 treten auch hier nicht nur Gewichtskräfte auf, sondern zusätzlich aus der Fortbewegung herrührende Trägheitskräfte, so daß wie in Abb. 5 eine resultierende Gesamtkraft wirkt, die nicht nur aus Vertikalkomponenten besteht.

Wie aus Abb. 6 zu ersehen ist, deuten auch hier die Kraftwirkungslinien ziemlich genau auf einen gemeinsamen Schnittpunkt, der ähnlich wie bei dem oben betrachteten Elch ebenfalls der Position eines Gelenks entsprechen dürfte. Allerdings stimmt er nicht mit der von KREBS (1969) vermuteten Position des Beckens bzw. des Hüftgelenks überein, sondern er ist nach vorn unten verschoben. Mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich bei diesem Punkt um die Position des Kniegelenks. Da alle Dornfortsätze außer jenen im Hals- und Schwanzbereich auf diesen Punkt gerichtet sind, läßt sich nun folgern, daß während der Fortbewegung alle äußeren Kräfte nur über die Hinterbeine zum Boden übertragen wurden und *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) sich somit sehr wahrscheinlich vorwiegend biped fortbewegt hat. Für eine Gewichtsbelastung der vorderen Extremitäten lassen sich aus der Neigung der Dornfortsätze der vorderen, kürzeren Wirbel keine Anhaltspunkte herleiten. Damit ist die Benutzung der Vorderbeine für die Fortbewegung selbstverständlich nicht ausgeschlossen, aber das Tier mußte sie nicht mehr permanent belasten und konnte sein Gewicht bei bipedem Gang vollständig auf den Hinterbeinen tragen. Die Vorderbeine waren auch bei quadrupeder Fortbewegungsweise stets nur in geringem Maße belastet; und wegen der unterschiedlichen Länge der Vorder- und Hinterbeine ließ diese Gangart dann vermutlich nur geringe Geschwindigkeiten zu. Eine wichtige Voraussetzung für die Fähigkeit zu langsam schreitendem bipedem Gang bestand in voll erhobener Gliedmaßenstellung. Diese Voraussetzung war durch den hohen Organisationsgrad der poposauriden Rauisuchier schon weitgehend erfüllt (CHATTERJEE 1985: 428).

Es mag zunächst nicht einsichtig sein, daß sich alle Wirkungslinien in einem Punkt treffen, ist das Kniegelenk doch nicht starr und bewegt es sich doch scheinbar auf dem Teilumfang eines Kreisbogens mit dem Hüftgelenk als Drehpol. In Wirklichkeit ist aber nicht das Hüftgelenk der Punkt, um den während der Fortbewegung eine momentane Drehung stattfindet, sondern es ist das Fußgelenk. Denn während eines Schritts bleibt ein Fuß am Boden, während der andere abgehoben ist, und das Knie bewegt sich dabei nach vorn. Die äußeren Kräfte, die in den Boden eingeleitet werden müssen, werden daher während der Fortbewegung über alle Dornfortsätze nacheinander durch Kniegelenk und Fuß auf den Boden übertragen. Denkt man sich den Bewegungsablauf in eine Folge von Momentaufnahmen zerlegt, so weist in jedem Moment die resultierende Druckkraft von einem Dornfortsatz durch Knie und Fuß zum Boden und zeigt damit die Richtung an, die die Gleichgewichtseinhaltung eindeutig sichert.

Nach KREBS (1969) gehören die erhaltenen neun hintersten Wirbel von *Ctenosauriscus* zum Schwanz. Da aber mindestens die ersten fünf davon auf den gemeinsamen Schnittpunkt weisen, müßten sie funktionell noch in die Kraftübertragung und damit in den Tragverband der Rumpfwirbelsäule einbezogen sein. Ob allerdings alle Dornfortsätze, die die Ausrichtung zum Kniegelenk zeigen, tatsächlich bei der bipeden Fortbewegung belastet wurden, ist nicht mit letzter Sicherheit anzugeben. Immerhin würde sich damit eine sehr große mögliche Schrittweite andeuten.

Aus dieser Interpretation der verlängerten Dornfortsätze wird ersichtlich, daß bei *Ctenosauriscus* der Grund für deren Verlängerung nicht in erster Linie in einer angestrebten Vergrößerung der Sehnenwinkel entsprechend der Abb. 2 zu suchen ist. Dafür allein wäre eine derartige Verlängerung wohl nicht nötig gewesen, obwohl der über die Dornfortsätze übertragene Gewichtsanteil höher sein mußte als bei dem Elch in Abb. 5. Vorrangig für die Verlängerung der Dornfortsätze ist nicht die Größe der äußeren Kräfte, die bei *Ctenosauriscus* zu einer morphologischen Änderung des Baus der Wirbelsäule führt, sondern es ist deren Richtung. Die Änderung erfolgt aus dem Bestreben, die Wirkungslinie der an jedem Dornfortsatz während eines Schrittes kurzzeitig wirkenden Druckkraft auf das Kniegelenk zu richten und damit das Gewicht während des kompletten Fortbewegungsablaufs auf einem Bein tragen zu können. So läßt sich bei bipeder Fortbewegung an Land das Gleichgewicht am besten gewährleisten. Die für diese Ausrichtung erforderliche, zum Teil beträchtliche Krümmung der Dornfortsätze war offenbar nur über deren starke Verlängerung zu erreichen. Diese Konfiguration ist offensichtlich adaptiv erreicht worden. Die damit verbundenen Vorteile dürften in einer rascheren Fortbewegung gelegen haben.

Bei bipedem Gang mußte sich der Schwerpunkt bei *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE) auf einer senkrechten Linie befinden, die ebenfalls ungefähr durch die mittlere Position des Kniegelenks während eines Schrittes verlief, vermutlich aber geringfügig nach vorn verschoben war. Dies erfordert eine Massenverteilung des Reptilkörpers derart, daß die Summe der Produkte seiner Einzelmassen und ihrer Abstände vom Schwerpunkt vor und hinter dieser Linie gleich ist. Den Massenanteilen von Kopf, Vorderbeinen, Rippen, Schultergürtel und Weichteilen des Reptils vor dieser Linie müssen gleich große Massenanteile von Weichteilen, des Beckens, Oberschenkels und und der Schwanzregion dahinter gegenüberstehen.

Wie in so vielen anderen Fällen der Fossilüberlieferung findet sich kein unmittelbarer Vorläufer von *Ctenosauriscus koeneni* (v. HUENE). Die neue Form taucht plötzlich auf, ist dann aber geologisch wenig später verbreitet und sogar auf verschiedenen Kontinenten anzutreffen. Das unvermittelte Auftreten der neuen Form mag auch auf Fundlücken oder ungünstige Erhaltungsbedingungen bei der Einbettung des Tierkörpers zurückzuführen sein. Doch eher ist es ein Hinweis darauf, daß die Herausbildung neuer Merkmale zeitlich sehr schnell ablaufen kann, wenn die neue Form für eine Tiergruppe einen Evolutionsvorteil bringt oder sie in eine für sie günstige Entwicklungsrichtung „dirigiert“ wird.

3. *Ctenosauriscus* und *Chirotherium*

F.-O. HADERER

Seit der grundlegenden Arbeit von SOERGEL (1925) über die Fährten der Chirotheria wissen wir, daß die Erzeuger fortschrittlicher Chirotherien-Fährten, wie zum Beispiel die von *Chirotherium barthii*, unter der als Pseudosuchier bezeichneten Gruppe der Thecodontier zu suchen sind. Aufgrund der Bearbeitung eines vollständigen Skelettes des Rauisuchiers *Ticinosuchus ferox* KREBS aus der Mitteltrias der Tessiner Kalkalpen (KREBS 1965) konnte KREBS nachweisen, daß *Ticinosuchus* chirotheriide Fährten erzeugte. Wegen der schiefwinkligen Kreuzachse der Fährten konnte allerdings eine Beziehung zu einer bestimmten Fährtenart nicht aufgezeigt werden (vgl. auch DEMATHIEU & HAUBOLD 1982: 105).

Bei der Fährtenart *Chirotherium sickleri* wurden seit ihrer Entdeckung Fährten beobachtet, bei denen Handeindrücke ganz oder teilweise fehlen (HAUBOLD 1971: 454, HAUBOLD 1984: Abb. 79, SOERGEL 1925: 42, als *Chirotherium bornemanni* beschrieben) und welche als fakultativ biped oder auch rein biped anzusprechen sind. Dies führte auch zur Erstellung der mit *C. sickleri* synonymen Fährtenart *C. bipes*, welche bis zur Revision durch HAUBOLD (1971) Gültigkeit hatte. Auch in jüngster Zeit wurde dieser Befund der fehlenden Handeindrücke von *C. sickleri* bei den neu entdeckten Fährten von Hardheim wieder beobachtet (HADERER, DEMATHIEU & BÖTTCHER 1995: 13).

Für den speziellen Fall eines sehr großen *Chirotherium sickleri* mit einem Verhältnis Stride:Fußlänge von etwa 5:1 wurde ein neues Habitusbild erarbeitet (HADERER et al. 1995: 20). Wird nun das *Ctenosauriscus*-„Rückensegel“ mit seinem zugehörigen „Kniegelenkpunkt“ proportionsrichtig auf diese Rekonstruktion übertragen (Abb. 7) und werden alle seine Körper- und Gliedmaßenproportionen beibehalten, so zeigt sich, daß bei **bipeder** Gangart der „Kniegelenkpunkt“ von *Ctenosauriscus* dann etwa mit dem Kniegelenk des rekonstruierten Tieres zusammenfällt, wenn das Tier im Bewegungsablauf das zweite Bein abhebt und beim Schritt kurzzeitig auf einem Bein steht (Abb. 7b). Daß dies bei quadrupeder Gangart nicht so ist (Abb. 7a), spricht für die Richtigkeit der Abb. 7. Aufgrund der prinzipiellen Verwandschaft von *Chirotherium sickleri* und *Chirotherium barthii* (HADERER et al.

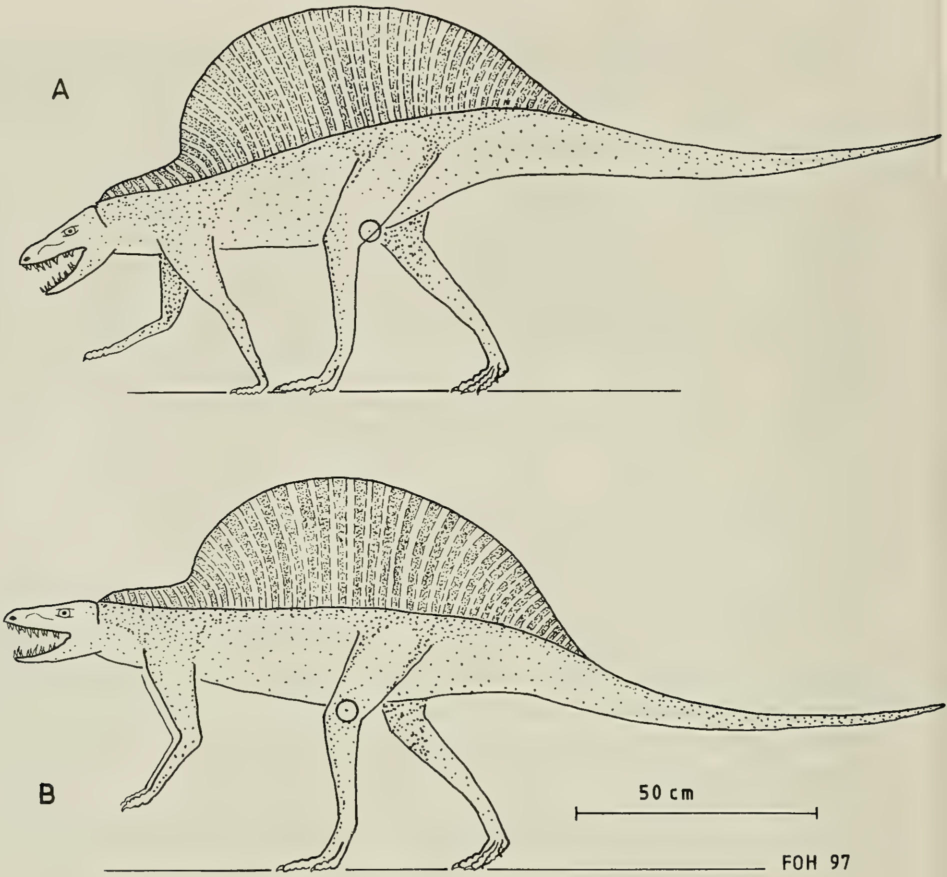


Abb. 7. Habitusbild des Erzeugers großer Formen von *Chirotherium sickleri*, nach den Proportionen der Hardheimer Fährten. A: Quadrupede Fortbewegung. B: Bipede Fortbewegung. Bis auf den von *Ticinosuchus* bzw. *Postosuchus* übernommenen Schwanz und die Haltung der Hand bei bipeder Fortbewegung basiert die Rekonstruktion unverändert auf jener in Haderer et al. (1995).
Das *Ctenosauriscus*-Rückensegel mit seinem „Kniegelenkpunkt“ (Kreis) wurde auf dieses Habitusbild proportionsrichtig übertragen.

1995: 23) hatte der Erzeuger von *Chirotherium barthii* möglicherweise einen ähnlichen Habitus mit ähnlich spektakulärem „Rückensegel“, war aber wahrscheinlich nicht zum bipeden Lauf befähigt: von *Chirotherium barthii* sind bis jetzt nur zwei relativ kurze Fährten ohne Handeindrücke bekannt geworden (vgl. Haderer et al. 1995), welche sich durch sehr große Stridelänge auszeichnen und keine sicheren Rückschlüsse zulassen.

4. Literatur

Appleby, R. M., Charig, A. J., Cox, C. B., Kermack, K. A. & Tarlo, L. B. H. (1967): Reptilia. – *In*: Harland, W. B. et al. (Hrsg.): The Fossil Record, S. 695–731, 4 Abb.; London (Geological Society).

Bennett, M. B. & Taylor, G. C. (1995): Scaling of elastic strain energy in kangaroos and the benefits of being big. – Nature, **378**: 56–59; London.

Benton, M. J. & Gower, D. J. (1997): Richard Owen's giant Triassic frogs: Archosaurs from the Middle Triassic of England. – J. Vertebrate Paleontology, **17**: 74–88, 16 Abb.; Lawrence/Kansas.

Charig, A. J (1972): The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: An explanation in functional terms. - *In*: Joysey, K. A. & Kemp, T. S. (Hrsg.): Studies in Vertebrate Evolution, 121–155, 11 Abb., 1 Taf.; Edinburgh (Oliver & Boyd).

Chatterjee, S. (1985): *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **309**: 395–460, 30 Abb., 11 Taf.; London.

Colbert, E. H. (1961): The Triassic reptile *Poposaurus*. – Fieldiana Geol., **14**: 59–78, 5 Abb.; Chicago.

Dawiley, R. M., Zawiskie, J. M. & Cosgriff, J. W. (1979): A rauisuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. – J. Paleont., **53**: 1428–1431, 4 Abb.; Tulsa/Okl.

Demathieu, G. R. & Haubold, H. (1982): Reptilfährten aus dem Mittleren Buntsandstein von Hessen (BRD). – Hall. Jb. f. Geowiss., **7**: 97–110, 6 Abb., 1 Tab.; Gotha.

Falkenstein, F. (1991): Saurier beim Waldhaus. Über die ältesten Fossilien im Landkreis Waldshut. – Heimat am Hochrhein (Jb. Landkr. Waldshut), **16**: 70–78, 6 Abb.; Waldshut.

– (1994): Ein sensationeller Saurierfund. Das Waldhaus löst ein weltbekanntes Rätsel. – Heimat am Hochrhein (Jb. Landkr. Waldshut), **19**: 104–109, 3 Abb.; Waldshut.

Falkenstein, F. & Krämer, F. (1990): Radiometrische Profilaufnahmen von Buntsandstein-Aufschlüssen im Raum Waldshut, Südschwarzwald. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver., N. F. **72**: 291–302, 3 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

Galton, P. M. (1985): The poposaurid thecodontian *Teratosaurus suevicus* v. Meyer, plus referred specimens mostly based on prosauropod dinosaurs, from the Middle Stubensandstein (Upper Triassic) of Nordwürttemberg. – Stuttgarter Beitr. Naturk., **116**: 1–29, 5 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

Haderer, F.-O., Demathieu, G. R. & Böttcher, R. (1995): Wirbeltier-Fährten aus dem Rötquarzit (Oberer Buntsandstein, Mittlere Trias) von Hardheim bei Wertheim/Main (Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturk., **230**: 1–31 , 10 Abb., 3 Taf., 3 Tab.; Stuttgart.

Haubold, H. (1971): Die Tetrapodenfährten des Buntsandsteins in der Deutschen Demokratischen Republik und in Westdeutschland und ihre Äquivalente in der gesamten Trias. – Paläont. Abh., A, **4**: 397–548, 34 Abb., 35 Taf., 22 Tab.; Berlin.

– (1984): Saurierfährten. – Neue Brehm-Bücherei, **479**, 231 S., 135 Abb., 19 Tab.; Wittenberg (2. Auflage).

Krebs, B. (1965): *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. – *In*: Kuhn-Schnyder, E. & Peyer, B., (Hrsg.): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XIX. – Schweiz. paläont. Abh., **81**, 140 S., 68 Abb., 3 Taf., 9 Tab.; Basel.

– (1969): *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien. – Eclogae geologicae Helvetiae, **62/2**: 697–714, 2 Abb., 2 Taf.; Basel.

Leonardi, G. (1994): Annotated atlas of South American tetrapod footprints (Devonian to Holocene). XXIV + 246 S., 27 Abb., 35 Taf., Brasilia (CPRM).

Long, R. A. & Murry, P. A. (1995): Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. – Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci., **4**, V + 254 S., 200 Abb.; Albuquerque.

Ortlam, D. (1970): Die Randfazies des germanischen Buntsandsteins im südlichen Schwarzwald. – Geol. Jb., **89**: 135–168, 3 Abb., 3 Taf.; Hannover.

Soergel, W. (1925): Die Fährten der Chirotheria. Eine paläobiologische Studie. 92 S., 62 Abb.; Jena (Fischer).

Wild, R. (1980): *Tanystropheus* (Reptilia: Squamata) and its importance for stratigraphy. – Mém. Soc. géol. France, N. S., **139**: 201–206, 2 Abb., 2 Taf.; Paris. – [1980a]

– (1980): Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia: Squamata). – *In*: Kuhn-Schnyder, E. & Peyer, B., (Hrsg.): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen, XXIV. – Schweiz. paläont. Abh., **102**: 1–43, 14 Abb., 6 Taf.; Basel. – [1980b]

Zhang, F.-K. (1975): A new thecodont *Lotosaurus*, from Middle Triassic of Hunan. – Vertebrata Palasiatica, **13**: 144–147, 1 Taf.; Beijing. – [Chinesisch mit engl. Zusammenfassung]

Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Ing. K. Ebel, Reussenbachstr. 30, D-88677 Markdorf.
F. Falkenstein, Eschbacher Tal 1, D-79804 Dogern bei Waldshut.
Dipl.-Ing. F.-O. Haderer, Brahmsstr. 6, D-73770 Denkendorf.
Dr. R. Wild, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 262	47 S., 10 Taf., 7 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 29. 5. 1998

Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb)

The ichnofauna of the Nusplingen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Swabian Alb)

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 10 Tafeln, 7 Abbildungen und 1 Tabelle

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Abstract

The ichnofauna of the Nusplingen Lithographic Limestone (Upper Kimmeridgian, Swabian Alb) is described for the first time. The following ichnogenera are recorded: *Rhizocorallium, Furculosus, Haentzschelinia, Dactyloidites, Parahaentzschelinia, Chondrites, Granularia, Sabularia, Phycodes, Thalassinoides, Protopaleodictyon, Megagrapton,* and *Kouphichnium.* For *Rhizocorallium irregulare* Mayer 1954, an ichnospecies originally described from the Triassic of SW Germany, a lectotype is chosen to stabilize its taxonomic rank. New taxa from the Nusplingen Lithographic Limestone are the feeding burrows *Haentzschelinia temmleri* n. ichnosp., *Parahaentzschelinia egesheimense* n. ichnosp., and the moving trails *Telsonichnus speciosus* n. ichnog. n. ichnosp. and *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnog. n. ichnosp. The diversity of taxa within the bioturbated levels is generally low, and sometimes even monospecific. However, summarized across the whole section, the diversity of ichnotaxa is surprisingly high. Endobenthonic ichnofossils are almost exclusively restricted to turbidite layers which are intercalated in the laminites of the lower part of the section. Moving trails occur independently from the position in the section, thus demonstrating moderate life conditions in the water column just above the normally un-colonized sea floor.

Zusammenfassung

Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb) wird erstmals beschrieben. Die auftretenden Taxa gehören zu den Ichnogenera *Rhizocorallium, Furculosus, Haentzschelinia, Dactyloidites, Parahaentzschelinia, Chondrites, Granularia, Sabularia, Phycodes, Thalassinoides, Protopaleodictyon, Megagrapton* und *Kouphichnium.* Für *Rhizocorallium irregulare* Mayer 1954, das ursprünglich aus der südwestdeutschen Trias beschrieben wurde, wird ein Lectotypus ausgewählt, um die Stabilität dieses oft gebrauchten Namens zu gewährleisten. An neuen Taxa werden aus dem Nusplinger Plattenkalk die Freßbauten *Haentzschelinia temmleri* n. ichnosp. und *Parahaentzschelinia egesheimense* n. ichnosp. sowie die beiden Bewegungsspuren *Telsonichnus speciosus* n. ichnog. n. ichnosp. und *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnog. n. ichnosp. beschrieben. Insgesamt ist die Diversität der Spurentypen, auf einzelne Schichtabschnitte bezogen, sehr gering, oft sind lediglich monospezifische Assoziationen vorhanden. Über das gesamte Profil betrachtet ist das Spurenspektrum jedoch überraschend abwechslungsreich. Endobenthische Spurenfossilien sind fast ausschließlich auf Turbiditbänke in den Laminiten des tieferen Profilabschnitts beschränkt. Bewegungsspuren treten hingegen unabhängig von der Position im Profil auf und zeigen an, daß restriktive Lebensbedingungen im wesentlichen auf das deswegen unbesiedelte Sediment beschränkt waren, während Nektonten in der Wassersäule darüber nicht betroffen waren.

1. Einleitung

Auf der südwestlichen Schwäbischen Alb tritt auf der Hochfläche des „Westerbergs“ bei Nusplingen ein räumlich eng begrenztes, aber sehr fossilreiches Vorkommen oberjurassischer Plattenkalke auf (Schweizer 1994; GK 25, Blatt 7819 Meßstetten). Seit 1993 finden in diesem Vorkommen planmäßige Grabungen durch das Stuttgarter Naturkundemuseum statt. Über die bei diesen noch nicht abgeschlossenen Grabungen bisher gemachten Fossilfunde und erste Auswertungsergebnisse zur Entstehung dieser Fossillagerstätte wird fortlaufend berichtet (vgl. Dietl et al. 1997). Die Geologie und besonders der Fossilinhalt dieses Nusplinger Plattenkalks gaben Anlaß für zahlreiche Detailuntersuchungen, die in weitverstreuter Literatur niedergelegt sind (Bibliographie in Schweigert 1997). Dabei vermißt man jedoch Angaben über die im Nusplinger Plattenkalk auftretende Spurenfauna. Tatsächlich waren Spurenfossilien im Nusplinger Plattenkalk praktisch unbekannt, sieht man von den recht häufigen Koprolithen (z.B. *Lumbricaria*) und Bißspuren, wie den von Hölder (1955) beschriebenen zerbissenen Belemnitenrostren, einmal ab. Lediglich Westphal (1992) erwähnte vor kurzem noch das angebliche Vorkommen des Ichnotaxons *Chondrites*. Hierbei dürfte es sich jedoch offensichtlich nicht um Spurenfossilien, sondern um stark verwitterte Pflanzenreste, und zwar um Zweige der im Nusplinger Plattenkalk recht häufigen Koniferengattung *Brachyphyllum*, gehandelt haben. Auch die Beobachtungen von Kauffman (1978) im Nusplinger Plattenkalk über Bodenleben in Gestalt sogenannter „benthic islands“ am Meeresboden müssen neu interpretiert werden. Im Zuge der neuen Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums im Nusplinger Plattenkalk wurden aber jetzt immer wieder Horizonte mit Spurenfossilien entdeckt, über die bereits kurz berichtet wurde (Schweigert & Dietl 1997).

Das Auftreten von Ichnofossilien in Plattenkalken stellt eigentlich einen Widerspruch dar, beruht doch die Lamination der Plattenkalke gerade darauf, daß das ursprüngliche, ungestörte Ablagerungsgefüge von einer nachfolgenden Bioturbation verschont wurde und dadurch erhalten blieb. Ichnofossilien in Plattenkalken wurden bisher nur selten beschrieben, sieht man einmal von Schreitfährten ab, unter denen besonders die Limulidenfährte *Kouphichnium lithographicum* (z.B. Caster 1940; Kolb 1963; Groiss 1977), die Fährten des Krebses *Mecochirus longimanatus* aus dem Solnhofener Plattenkalk (Leich 1968; Viohl 1990) oder die Fährten von Meeresschildkröten und anderen Vertebraten aus den Plattenkalken von Cerin (Bernier 1985) bekannt sind. Auch in anderen Plattenkalk-Vorkommen finden sich jedoch bei genauerer Untersuchung durchaus immer wieder Ichnofossilien, wobei es sich bei unterschiedlichen Vorkommen um jeweils sehr verschiedenartige, teilweise überaus eigentümliche Spuren-Vergesellschaftungen handelt (Gaillard et al. 1994; Frengenal Martinez et al. 1995). Bisher wurden solche durchwühlten Plattenkalke noch wenig untersucht, aber selbst im Solnhofener Plattenkalk tritt in den sogenannten „Unteren Schiefern", die heute nicht mehr abgebaut werden, eine Spurenfauna auf (EDLINGER 1964: 34; RÖPER 1992). Man spricht dort sogar von einer „Grabgangfazies" oder von „Spurenschiefern". Auch in anderen Plattenkalkvorkommen des Solnhofener Gebiets wurden vereinzelt Horizonte mit Lebensspuren beobachtet (JANICKE 1969: 163). Recht verbreitet sind Spurenhorizonte in den untertithonischen Plattenkalken der südlichen Frankenalb von Hienheim bei Kelheim (Hybonotum-Zone, Moernsheimensis-Subzone), die durch ihre Echinodermenfauna bekannt geworden sind (KUTSCHER & RÖPER 1995; RÖPER 1997; RÖPER & ROTHGAENGER 1998). Über recht artenreiche, teilweise etwas an Flyschspuren erinnernde Assoziationen wurde von RÖPER & ROTHGAENGER (1995, 1996) und RÖPER et al. (1996) aus den ostbayerischen Plattenkalken des Ober-Kimmeridgiums (Subeumela-Subzone) von Brunn bei Regensburg berichtet. Meistens handelt es sich aber bei Ichnofossilien in Plattenkalken nur um einzelne Horizonte mit einer Spurenfauna, in denen dann jeweils ein ganz bestimmter Spurentyp massenhaft auftritt.

Abkürzungen im Text: SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; SMNK = Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe; Pk = Plattenkalk; v. o. = von oben.

Dank

Für zahlreiche nützliche Hinweise und Anregungen sowie die Beschaffung schwer zugänglicher Literatur danke ich Prof. Dr. R. Bromley (Kopenhagen), Prof. Dr. F. Fürsich (Würzburg), Dr. G. Hillmer (Hamburg) und Dr. W. Werner (München). Reiche Anregungen, speziell die Plattenkalk-Fazies betreffend, erhielt ich besonders von Dr. G. Dietl (Stuttgart) und Dr. M. Röper (Solnhofen). Ein zu Vergleichszwecken interessantes Spurenfossil aus dem Dogger stellte Herr W. Nagel (Wiesensteig) zur Verfügung. Eine wichtige Auskunft über den Verbleib von Originalen erhielt ich von Herrn W. Munk (Karlsruhe). Die Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die besondere Aufmerksamkeit des gesamten Stuttgarter Grabungsteams, auch auf „unscheinbare" Fossilien zu achten, wobei besonders den beiden Präparatoren M. Rieter und M. Kapitzke (beide Stuttgart) sowie unserem ehrenamtlichen Mitarbeiter R. Hugger (Albstadt-Onstmettingen) zu danken ist. Frau R. Harling (Stuttgart) fertigte die Fotos in gewohnter Qualität an. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft wird für die großzügige Förderung des Nusplinger Plattenkalk-Projekts (DI 680/1) gedankt, in dessen Rahmen diese Arbeit entstand.

2. Spurenhorizonte im Nusplinger Plattenkalk

Die Grabungen des Stuttgarter Naturkundemuseums finden an zwei Grabungsstellen statt, dem sogenannten „Geologischen Steinbruch" auf Nusplinger Gemarkung und dem „Egesheimer Steinbruch" auf der Gemarkung der Nachbargemeinde Egesheim. Beide Grabungsstellen zusammen erschließen ein etwa 10 Meter mächtiges Plattenkalkprofil, das in erster Linie anhand eingeschalteter brekziöser Turbiditbänke korreliert werden kann. Für den „Geologischen Steinbruch" wird die von ALDINGER (1930) eingeführte Schichtterminologie weiterverwendet. Im „Egesheimer Steinbruch", in dem auch die tieferen Abschnitte des Nusplinger Plattenkalks erschlossen sind, wurde hingegen eine unabhängige Bezeichnungsweise gewählt. Die Plattenkalk-Profile der beiden Grabungsstellen und deren Korrelation sind in Abb. 1 dargestellt. Die meisten der unten beschriebenen Ichnofossilien wurden im „Egesheimer Steinbruch", also im unteren Profilabschnitt, angetroffen. Ein großer Teil der auftretenden Taxa war dabei auf ganz bestimmte Lagen innerhalb des Profils

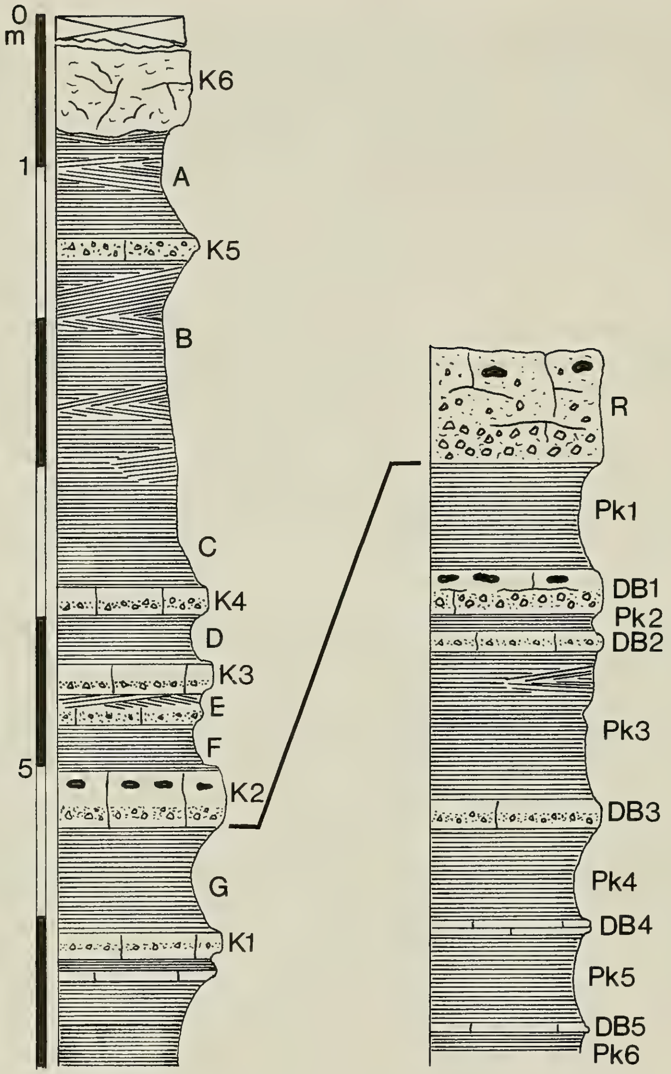


Abb. 1. Profile mit im Text verwendeten Schichtbezeichnungen des Nusplinger Plattenkalks im Nusplinger Steinbruch (links, nach ALDINGER 1930) und im Egesheimer Steinbruch (rechts).

beschränkt. Einige wenige, aber recht eigentümliche Spuren wurden darüber hinaus in mehreren Profilabschnitten angetroffen, ohne daß eine besondere Präferenz für besondere Lagen ersichtlich war. Eine auffällige Häufung der Spuren sowohl an Menge als auch an Diversität betraf den obersten Abschnitt des Plattenkalks Pk 5 und die unmittelbar darüberliegende bioturbate Kalkbank DB4 sowie den Plattenkalk Pk 6 und einige darin eingeschaltete, nicht extra bezeichnete bioturbate Lagen von jeweils 1–2 cm Mächtigkeit. Aus den jüngeren Plattenkalk-Abschnitten C, D und E im Nusplinger Steinbruch wurden überhaupt keine Spurenfossilien angetroffen. Auch im Plattenkalk A und B scheinen Ichnofossilien zu fehlen, doch wurden diese bei den aktuellen Grabungen nicht flächenhaft aufgedeckt. In den nur noch relikthaft erhalten gebliebenen Plattenkalkvorkommen am „Großen Kirchbühl" südlich und im Bereich der alten Westerbergsteige östlich der Grabungsstellen, in denen jeweils basale Profilabschnitte aufgeschlossen sind, wurden bisher keine diskreten Spurenfossilien nachgewiesen. Dasselbe gilt für die Plattenkalke in den Kernen einiger in den Jahren 1994–1996 im Auftrag des Geologischen Landesamts Baden-Württemberg abgeteufter Forschungsbohrungen. Bioturbate Horizonte wurden jedoch auch in diesen Fällen festgestellt.

3. Systematik

Da in der Ichnofauna die Wechselwirkungen zwischen bodenbezogen lebenden Organismen und dem Sediment besonders augenfällig in Erscheinung treten, erscheint ihre Kenntnis für paläoökologische und sedimentologische Untersuchungen außerordentlich wichtig. Die insgesamt mit 16 unten beschriebenen Taxa überraschend hoch erscheinende Diversität der Ichnofauna des Nusplinger Plattenkalks sollte jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Spurenfauna des „normalen" Weißjura und auch die des übrigen süddeutschen Jura, bis auf wenige Einzelfälle ebenfalls noch keiner speziellen Bearbeitung unterzogen worden ist. Gelegentlich werden daher auch andere entsprechende Funde aus Südwestdeutschland mit in die Vergleiche einbezogen.

Einige der im Nusplinger Plattenkalk vorkommenden Spurenfossilien sind so charakteristisch, daß man sie wie Körperfossilien behandeln und taxonomisch beschreiben kann. In anderen Fällen existieren zwar bereits Ichnotaxa, in die sich die Fundstücke zwanglos eingliedern lassen, doch erscheinen die Unterscheidungskriterien zwischen bereits beschriebenen ähnlichen Taxa so gering oder subjektiv, daß eine exakte Identifizierung oder gar eine Beschreibung als neues Taxon nicht notwendig oder sinnvoll erscheint. Diese Taxa werden dann in offener Nomenklatur behandelt.

Ichnogenus *Rhizocorallium* ZENKER 1836

Typusart: *Rhizocorallium jenense* ZENKER 1836.

Rhizocorallium irregulare MAYER

Taf. 1

*1954 *Rhizocorallium irregulare* n. sp. – MAYER, S. 82, Taf. 2–3.
1972 *Rhizocorallium.* – SCHLOZ, S. 184, Taf. 34, Fig. 3.
1974a *Rhizocorallium irregulare* MAYER, 1954. – FÜRSICH, S. 24.
1974b *Rhizocorallium irregulare* MAYER 1954. – FÜRSICH, S. 36, Abb. 14b, 29b, 30.
1981 *Rhizocorallium irregulare* MAYER, 1954. – FÜRSICH, S. 158, Taf. 1, Fig. 4; Taf. 4, Fig. 1, 2, 4.
1990 *Rhizocorallium irregulare.* – BROMLEY, Fig. 7.7a.

Vorkommen: Egesheimer Stbr., Pk 4, 35–38 cm v. o., Pk 5, 0–5 cm v. o., Pk 6, 15–25 cm v. o.

Material: 4 geborgene Belege.

Der Fund mehrerer Exemplare der protrusiven Spreitenbauten von *Rhizocorallium irregulare* im Nusplinger Plattenkalk ist der bislang einzige Nachweis dieses

Spurentyps in Plattenkalken neben den untertithonischen von Cerin in Ostfrankreich (GAILLARD et al. 1994). In Cerin kommen neben *Rhizocorallium* noch die Ichnotaxa *Thalassinoides* und *Tubularia* vor. Der letztgenannte Spurentyp ist im Nusplinger Plattenkalk nicht bekannt, und die *Thalassinoides*-Bauten des Nusplinger Plattenkalks kommen nicht in denselben Horizonten vor wie *Rhizocorallium*. Die Nusplinger Belegstücke von *R. irregulare* sind relativ kurz und bestehen in der Regel aus nur einer einzigen horizontalen Spreite. Sie lassen nur in einem Fall die Andeutung einer Fortsetzung des Baus erkennen. Innerhalb der Spreite ließen sich in keinem Fall irgendwelche von der Matrix abweichende Komponenten (z.B. Pellets) erkennen. *Rhizocorallium* wurde schon mehrfach in feinklastischen Sedimenten jurassischen Alters nachgewiesen (SCHLOZ 1972; FÜRSICH 1974, 1981; HEINBERG & BIRKELUND 1984).

Bemerkungen. – Ein als *R. commune* SCHMID bezeichneter Fund aus dem Unteren Muschelkalk von Rüdersdorf bei Berlin wurde von HELMS (1995) ausführlich beschrieben und diskutiert. Er hielt dabei den Artnamen *R. commune*, den FÜRSICH (1974a) als jüngeres Synonym zu *R. jenense* ZENKER ansah, ohne Angabe von Gründen für weiter verfügbar und verstand darunter die von anderen Autoren als *R. irregulare* bezeichnete Form. Die Originaldiagnose der Art *Rhizocorallium commune* von SCHMID (1876, „wurmförmige Konkretionen mit netzartiger Oberfläche auf Schichtflächen... weniger deutlich als bei *Rhizocorallium jenense...*“ erscheint jedoch so ungenügend, daß daraus nicht eindeutig erwiesen ist, was dieser Autor konkret unter diesem Namen verstanden wissen wollte, und eine Interpretation als Erhaltungszustand von *R. jenense* ohne weiteres möglich erscheint. Außerdem wurde keine Syntypenserie angegeben. *Rhizocorallium commune* SCHMID 1876 ist somit als nomen nudum anzusehen. Bei seiner Revision der Gattung *Rhizocorallium* verwendete FÜRSICH (1974a) für die horizontalen Spreitenbauten den Namen *R. irregulare* MAYER und emendierte dabei die Diagnose dieser Art.

Bei der Aufstellung seiner neuen Art *Rhizocorallium irregulare* versäumte es MAYER (1954), einen Holotypus anzugeben, was bisherigen Bearbeitern offenbar nicht auffiel, obwohl dieses Taxon recht oft gebraucht wird. Um diesen Namen für weitere Verfügbarkeit zu stabilisieren, wird deswegen das Original zu MAYER 1954, Taf. 2, Fig. 1 (oben links) zum Lectotypus designiert. Das Stück stammt aus dem Oberen Muschelkalk von Bruchsal und wird am SMNK unter der Inventarnummer trm 1163 aufbewahrt. Das günstiger abgebildete Stück zu MAYER 1954, Taf. 2, Fig. 2 ist leider nicht mehr auffindbar (mündl. Mitt. W. MUNK, Karlsruhe).

Ichnogenus *Furculosus* RONIEWICZ & PIEŃKOWSKI 1977

Typusart: *Furculosus carpathicus* RONIEWICZ & PIEŃKOWSKI 1977

Furculosus cf. *carpathicus* RONIEWICZ & PIEŃKOWSKI
Taf. 3, Fig. 1

cf. *1977 *Furculosus carpathicus* n. ichnosp. – RONIEWICZ & PIEŃKOWSKI, S.277f., Abb.3, Taf. 3b.

Vorkommen: Egesheimer Stbr., Plattenkalk PK 6, 15–25 cm v.o.
Material: 1 Belegstück, weitere nicht geborgen.

Für die Typusart *F. carpathicus* wird eine Radiusbreite der Gänge zwischen 16 und 32 mm bei einem Gangdurchmesser zwischen 4 und 9 mm angegeben. RONIEWICZ &

Pieńkowski (1977) interpretieren die Spur als einen Freßbau, bei dem ein im Sediment grabender Organismus immer wieder in horizontale Schichtflächen eingedrungen ist. Das typische Erscheinungsbild von *Furculosus* kommt durch die horizontale Spaltbarkeit des Gesteins zustande, während vertikale Abschnitte der Bauten nur durch ihre Durchstichspunkte in Erscheinung treten können. Das Nusplinger Taxon bietet keine sicheren Anhaltspunkte für eine spezifische Unterscheidung gegenüber der Typusart dieser Spurengattung, lediglich die Breite des Umgangs ist mit 35 mm gegenüber dem polnischen Material geringfügig größer; die Breite des Gangs selbst liegt mit 5 mm im Rahmen der Typusart. Die Nusplinger Exemplare bilden ein positives Relief auf Schichtunterflächen, wie dies auch bei *F. carpathicus* die Regel ist. Im Falle des abgebildeten Belegstücks ist die Oberfläche der Plattenkalklage im Liegenden der Spur durch eine Massenanreicherung von monaxonen Schwammnadeln gekennzeichnet. Von *Rhizocorallium*, das in denselben Plattenkalkschichten auftritt, unterscheidet sich *Furculosus* durch seine etwas geringere Größe und das Fehlen einer Spreite.

Ichnogenus *Haentzschelinia* Vialov 1964

Typusart: *Spongia ottoi* Geinitz 1849.

Haentzschelinia temmleri n. ichnosp.

Taf. 5, Fig. 1–2, 4

Holotypus: Original zu Taf. 5, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 63515.

Locus typicus: Egesheim (Zollernalbkreis, westl. Schwäbische Alb), Steinbruch auf dem Westerberg W Nusplingen auf Egesheimer Gemarkung.

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.

Derivatio nominis: nach Helmut Temmler, dem Bearbeiter der Geologie des Nusplinger Plattenkalks (Temmler 1964, 1966).

Material: etwa 8 Belegstücke.

Vorkommen: Nusplinger Plattenkalk, Schichten DB 4, DB 5, Pk 6 (oberste Lagen), D (Einzelfund); Unterer Donzdorfer Sandstein (Ober-Aalenium, Murchisonae-Zone).

Diagnose. – Mittelgroße Art der Spurengattung *Haentzschelinia* mit dünnen, höchstens einfach verzweigten Gängen.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um eine nahezu symmetrische Dreiviertelsrosette mit einer Breite von 46 mm. Das Spurenfossil bildet ein positives Relief auf der Schichtunterseite einer 3 cm mächtigen bioturbaten Bank. Die Rosette wird aus etwa 12 Gängen aufgebaut, die sich alle in einem Zentrum treffen. Die Gänge sind heller als das umgebende Sediment, zeigen aber keine interne Feinstruktur mehr.

Bemerkungen. – Die Typusart des Spurentaxons *Haentzschelinia* Vialov, *Spongia ottoi* Geinitz, wurde von Fürsich & Bromley (1985) ohne nähere Begründung als jüngeres Synonym von *Dactyloidites* angesehen. Bei *Dactyloidites* handelt es sich jedoch um „Sternspuren", d.h. von einem Zentrum zweigen Gänge in radialer Richtung innerhalb einer horizontalen Fläche ab. Sowohl bei der Typusart *Spongia ottoi* als auch bei den beiden weiteren von Vialov (1964) zu *Haentzschelinia* gestellten Spurenarten aus der sibirischen Trias und bei dem neuen Nusplinger Taxon sind die Gänge jedoch nicht radial angeordnet, sondern lediglich in Gestalt einer Halb- bis Dreiviertelsrosette. Auch das sehr gut erhaltene Material aus dem Jura von Grönland, dessen in sandiger Matrix erhaltener interner Baustil sich als Spreitenbau erwies (Fürsich & Bromley 1985), zeigt nie die streng radiale Anordnung von *Dactyloidites*. Eine gewisse Ähnlichkeit von *H. temmleri* n. ichnosp. besteht zu dem von Książkiewicz (1977, Taf. 8, Fig. 3) beschriebenen Freßbau *Glockeria parvula*, welcher jedoch eine Vollrosette bildet.

Haentzschelinia stellt ein seltenes Spurentaxon dar. Es wurde als Spurenfossil erstmals aus der Oberkreide Sachsens (vgl. Häntzschel 1930), später aus der Obertrias von Sibirien, dem Jura von Grönland und jetzt von Nusplingen bekannt. Unvollständige Rosettenspuren, die von Lobitzer et al. (1994) aus dem Oberjura und der Unterkreide der Salzburger Kalkalpen (Oberalmer und Schrambach-Schichten) beschrieben wurden, gehören sicherlich ebenfalls zu *Haentzschelinia*. *H. temmleri* n. ichnosp. ist der erste Beleg für ein Auftreten dieses Spurentyps in karbonatischer Fazies.

Aus dem Schwäbischen Jura liegt noch ein einzelnes Belegstück aus einem Sandstein des unteren Doggers (Unterer Donzdorfer Sandstein) der mittleren Schwäbischen Alb vor (Taf. 5, Abb. 4), das man morphologisch von *H. temmleri* n. ichnosp. nicht unterscheiden kann und das deswegen auch hierzu gestellt wird. Das neue Taxon ist also nicht ausschließlich auf eine karbonatische Fazies beschränkt.

Ichnogenus *Parahaentzschelinia* Chamberlin 1971

Typusart: *Parahaentzschelinia ardelia* Chamberlin 1971.

Das Ichnogenus *Parahaentzschelinia* wurde bisher nur sehr selten beschrieben. Neben der aus dem Karbon von Oklahoma beschriebenen Typusart (Chamberlin 1971) wurde es nur noch aus dem dem Jura von Grönland (Dam 1990a, b) sowie in einer Flyschfazies im Miozän des nördlichen Apennins bekannt (Uchmann 1995). All diese seitherigen Nachweise stammen im Gegensatz zum Nusplinger Plattenkalk aus siliziklastischen Substraten. Rezent wurden ähnliche Bildungen aus dem Südwestpazifik vor Neukaledonien in über 2000 m Tiefe entdeckt (Gaillard 1991, Fig. 3F).

Parahaentzschelinia egesheimense n. ichnosp.

Abb. 2; Taf. 3, Fig. 2

Holotypus: Original zu Taf. 3, Fig. 2, SMNS Inv.-Nr. 63521.

Locus typicus: Egesheim (Zollernalbkreis, westl. Schwäbische Alb), Steinbruch auf dem Westerberg W Nusplingen auf Egesheimer Gemarkung.

Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Plattenkalk DB 5.

Derivatio nominis: nach dem Fundort.

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Schicht DB 5 und Pk 6, 15–25 cm v. o.

Material: Holotypus und 5 weitere geborgene Exemplare. Kommt in den Fundschichten flächenhaft verbreitet vor.

Beschreibung. – Bei *Parahaentzschelinia egesheimense* n. ichnosp. handelt es sich um trichterförmige Einsenkungen auf der Oberfläche einer bioturbaten Kalkbank, die meist in Gruppen von etwa 20 Stück auftreten. Der Durchmesser einer solchen Gruppe beträgt ungefähr 20 cm, der Abstand der Gruppen untereinander jeweils 20–30 cm. Die trichterförmig eingesenkten Löcher besitzen am Grunde einen Durchmesser von 5–7 mm. Ihr Abstand voneinander ist unregelmäßig und beträgt meist 0,5–1,5 cm. Auf der Unterseite der *Parahaentzschelinia egesheimense* n. ich-

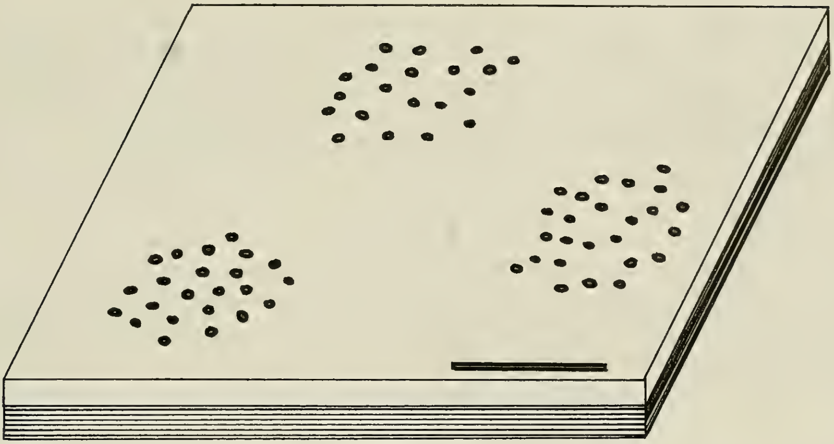


Abb. 2. *Parahaentzschelinia egesheimense* n. ichnosp. Anordnung der Bauten auf einer Bankoberfläche des Nusplinger Plattenkalks. Maßstab 20 cm.

nosp. führenden Kalkbank sind keine Spurenfossilien vorhanden. Der Erzeuger der Spur kann sich somit nur innerhalb des Sediments der Kalkbank aufgehalten haben.

Differentialdiagnose. – *P. egesheimense* n. ichnosp. unterscheidet sich von den beiden anderen Arten dieses Spurentaxons durch einen weit größeren Durchmesser der Löchergruppen, wobei die Löcherdichte bei der relativ ähnlichen *P. surlyki* DAM trotz einem geringeren Durchmesser der Gesamtgruppe höher ist. Die informell beschriebenen Funde von *Parahaentzschelinia*-ähnlichen Bildungen in miozänen Flyschablagerungen des Apennin sind ebenfalls kleiner und unregelmäßiger als die Nusplinger Form.

Ichnogenus *Dactyloidites* HALL 1886

Typusart: *Dactyloidites bulbosus* HALL 1886.

Dactyloidites ichnosp.

Abb. 3

Vorkommen: Nusplinger Steinbruch, Schicht F.
Material: 1 geborgenes Belegstück.

Beschreibung. – Bei dem leider unvollständig erhaltenen Belegstück dieses Spurentyps handelt es sich um eine „Sternspur“, bei der von einer etwa 9 mm breiten zentralen Scheibe ursprünglich 7 radiale Strahlen abzweigten. Die etwas eisenoxidisch imprägnierten Strahlen sind jeweils etwa 12 mm lang und 1,5 mm breit. Der Gesamtdurchmesser der Spur beträgt etwa 30 mm. Die zentrale Scheibe ist der Rest eines mit einer höheren Schicht verbundenen Schachts und weist gegenüber dem umgebenden bituminösen Sediment eine etwas gröbere Füllung auf. Dies spricht für eine aktive Verfüllung, da die höheren Schichten ebenso feinkörnig sind wie die Schicht, in welcher der Bau angelegt wurde.

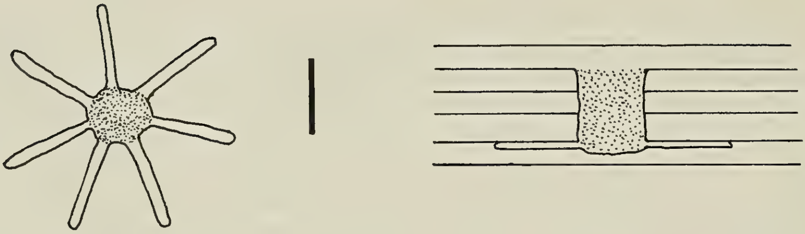


Abb. 3. *Dactyloidites* ichnosp. Rekonstruktion eines „Bergwerks“ mit sternförmig angeordneten, blind endenden Seitenschächten im Nusplinger Plattenkalk; Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Steinbruch, Schicht F. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63075. – x1.

Ichnogenus *Chondrites* Sternberg 1833

Typusart: *Fucoides lycopodioides* Brongniart 1828.

Chondrites ligulatus (Kurr)

Taf. 8, Fig. 2

*1845 *Sphaerococcites ligulatus* nob. – Kurr, S. 16, Taf. 2, Fig. 3.
1857 *Fucoides hechingensis.* – Quenstedt, S. 574, Taf. 73, Fig. 9.

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Schicht DB 5; außerdem in den unterlagernden Liegenden Bankkalken; auch in Zementmergeln und mit dem Nusplinger Plattenkalk altersgleichen Liegenden Bankkalken der gesamten Schwäbischen Alb, sowie in verschiedenen älteren und jüngeren oberjurassischen Formationen des Schwäbischen Juras.

Material: 2 Bauten auf einem geborgenen Handstück.

Beschreibung. – Auf einem einzigen Handstück aus den Grabungsprofilen des Nusplinger Plattenkalks konnten zwei dicht beisammen liegende Exemplare von *Chondrites ligulatus* nachgewiesen werden. Dieses Taxon kommt vermutlich in derselben Schicht häufiger vor. Es handelt sich um verzweigte, etwa millimeterdicke Gänge mit mikritischer Füllung, die als positives Hyporelief an der Bankunterseite der bioturbierten Kalkbank DB5 auftraten. Der geringe Kontrast in den oxidierten Kalkbänken läßt nicht völlig ausschließen, daß *Chondrites ligulatus* gelegentlich auch innerhalb der Bänke auftreten könnte. In der Forschungsbohrung 1 kommen in den Liegenden Bankkalken, die das Unterlager des Nusplinger Plattenkalks bilden, nicht selten *Chondrites*-Bauten vor. Bei diesen *Chondrites*-Bauten handelt es sich um ovale bis runde Querschnitte mit gelegentlich dokumentierter Verzweigung, die solchen aus dem unteren Malm vollkommen entsprechen. Ihre Füllung erscheint gegenüber der umgebenden Matrix heller. Auffälligerweise fehlen die *Chondrites*-Spuren in den kreuzgeschichteten, feinkörnigen Lagen von Turbiditen innerhalb der Liegenden Bankkalke, während sie darüber sogleich wieder einsetzen.

Bemerkungen. – Bei seiner ersten Auflistung der Fossilfunde des Nusplinger Plattenkalks erwähnte auch Fraas (1854) *Chondrites*, das er jedoch, wie damals üblich, für eine Alge hielt. Aus der Fraasschen Sammlung sind jedoch keine derartig beschrifteten Fundstücke vorhanden, und auch Fraas selbst erwähnte schon 1855 *Chondrites* nicht mehr. Es ist anzunehmen, daß es sich um Koniferenzweige der Gattung *Brachyphyllum* gehandelt hatte. Diese können bei schlechter Erhaltung tatsächlich frappierend an *Chondrites furcatus* (Brongniart) erinnern (vgl. Książkiewicz 1968, Taf. 4, Fig. 1–2). In der eigentlichen Plattenkalk-Fazies fehlt *Chondrites* nach den bisherigen Beobachtungen vollständig.

Das Taxon *Sphaerococcites ligulatus* Kurr wurde von Quenstedt (1857) offensichtlich übersehen. Kurr (1845) bildete aber nicht nur ein typisches Exemplar aus dem höheren Weißjura (Liegende Bankkalk-Formation) von Gerhausen bei Ulm ab, sondern erwähnt auch das Vorkommen in den Wohlgeschichteten Kalken des tieferen Weißjuras, z.B. bei Neuffen. Vom letzeren Fundniveau stammen auch die von Quenstedt als *Fucoides hechingensis* neu benannten Belege, so daß die Kurrsche Art hierzu eindeutig synonym ist und nomenklatorische Priorität besitzt. Ein Handstück von der Basis der Wohlgeschichteten Kalke („Fucoidenbank") vom Hundsrücken bei Balingen, dem locus typicus von *Fucoides hechingensis*, am SMNS war von O. Fraas im Jahre 1855 auch tatsächlich als „*Sphaerococcites ligulatus*" etikettiert worden.

Ichnogenus *Granularia* Pomel 1849

Typusart: *Algacites granulatus* Schlotheim 1822.

Granularia ichnosp.

Taf. 2, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 3

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Plattenkalk Pk 6, nicht genauer horizontiert und Plattenkalk Pk 4, 55 cm v. o.

Material: 2 geborgene Belegstücke.

Beschreibung. – Die zum Ichnotaxon *Granularia* gerechneten Fundstücke ähneln in ihrem polyschizotomen Verzweigungsmuster dem Spurentyp *Chondrites*. Die Gänge gehen radial von einem Zentrum aus und weisen an den Seitenästen kurze, blind endende Verzweigungen auf. Die Ränder der Gänge weisen keine besondere Strukturierungen auf. Die Breite der Gänge beträgt bei einem Belegstück etwa 4–5 mm, beim anderen knapp 10 mm. Auffällig ist beim ersten Stück eine körnelige Struktur, die von elliptischen, stark kompaktierten Peloiden in der Gangfüllung herrührt. Beim zweiten Exemplar hebt sich die Füllung der Gänge gegenüber der umgebenden Matrix im wesentlichen durch eine hellere Färbung ab. Partiell sind bei genauer Untersuchung jedoch auch hier Peloide erkennbar. Die verzweigten Teile dieses sicherlich als Freßbau zu interpretierenden Spurentyps befinden sich in einer horizontalen Ebene. Die Bauten waren jedoch offensichtlich durch einen vertikalen Gang mit einer darüber befindlichen nichtlaminierten Lage verbunden, die eine gewisse Bioturbation aufwies.

Bemerkungen. – Der Status der Spurengattung *Granularia* wird in vielen neueren Arbeiten als unklar angesehen, aber in der Regel dennoch verwendet (z.B. Löffler & Geyer 1994). Crimes et al. (1981) diskutierten verschiedene Interpretationen dieses Taxons und kommen wie Seilacher (1977) zu dem Schluß, daß *Granularia* an *Ophiomorpha* anzuschließen und auf die Kreidezeit sowie das Tertiär beschränkt sei. Auch Bromley (1990: 159) vermutete in *Granularia* ein mögliches Synonym von *Ophiomorpha*. Tatsächlich mag eine solche Interpretation für manche der zu „*Granularia*" gestellten Spuren zutreffen, ganz sicher jedoch nicht für die Typusart dieser Spurengattung, die von Häntzschel (1970: 64) zwar korrekt angegeben, aber leider nicht abgebildet wurde. Die Gattung *Granularia* wurde von Pomel

(1849) aufgestellt und auf *Algacites granulatus* SCHLOTHEIM bezogen. SCHLOTHEIM (1822: 45f.) beschrieb diese Art, die er für eine Braunalge hielt, aus dem Posidonienschiefer der Umgebung von Boll. STERNBERG (1833: 28) benannte dieselbe Art neu als *Sphaerococcites crenulatus*, ohne die Priorität des SCHLOTHEIMschen Artnamens zu beachten. Die Typusart der Gattung *Sphaerococcites* ist *S. ciliatus* STERNBERG. Die Typusart von *Granularia*, *Granularia granulata* (SCHLOTHEIM) stammt also aus dem Unteren Jura (Unter-Toarcium). Die von SCHLOTHEIM (1822, Taf. 5, Fig. 1) gegebene Abbildung gibt dieses Fossil durchaus zutreffend wieder. Auch QUENSTEDT (1856: 270) bildet ein Handstück aus dem tieferen Teil des Posidonienschiefers, dem „Seegrasschiefer", ab, wo dieses Taxon zusammen mit verschieden großen *Chondrites*-Bauten in gesteinserfüllender Häufigkeit vorkommt (Taf. 2, Fig. 2). Eine zellig-blasige Struktur, die zu einer etwas unregelmäßigen randlichen Begrenzung der Gänge führen kann, hielt SCHLOTHEIM (1822) für Moostierchen und ähnliche inkrustierende Organismen, wie sie auf heutigen Tangen anzutreffen sind, QUENSTEDT hingegen für Abdrücke von Zellen. Tatsächlich jedoch handelt es sich um Peloide, die das gesamte Gangsystem ausfüllen. Entscheidend für die Diagnose von *Granularia* ist neben dieser peloidalen Füllung der Baustil, der eine *Chondrites*-artige Verzweigung aufweist, also keine Netzwerke ausbildet, und sich in diesem Merkmal grundsätzlich von *Ophiomorpha* unterscheidet. Bei *Ophiomorpha* sind auch nur die Wände der Bauten mit Pellets besetzt; allerdings ist dieser Unterschied in kompaktiertem Zustand nur schwer nachzuweisen.

Ichnogenus *Sabularia* KSIĄŻKIEWICZ 1977

Typusart: *Sabularia simplex* KSIĄŻKIEWICZ 1977.

Sabularia ichnosp.

Taf. 4, Fig. 1–2; Taf. 7, Fig. 3

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Plattenkalk Pk 6, 0–5 und 15–25 cm v. o.
Material: mehrere Belegstücke; zum Teil flächenhaftes Auftreten in einer Schicht.

Beschreibung. – Bei diesem Spurentyp handelt es sich um relativ dünne Stopfgänge, die gelegentlich auch verzweigt sein können. Das Auftreten von Verzweigungen hängt augenscheinlich nur von der erhaltenen Länge der Gänge ab und ist daher taxonomisch irrelevant. Die Gänge erreichen eine Breite von 5 mm, die Länge beträgt meist weniger als 15 cm. Auffälligerweise handelt es sich bei dem Material in den Gängen um dicht gepackte Schwamm-Rhaxen, die im umgebenden Sediment sonst nur lose verstreut enthalten sind. Aufgrund der körnigen Füllung der Gänge könnte man eine Zuordnung zum Ichnogenus *Granularia* vornehmen (vgl. KSIĄŻKIEWICZ 1970). In einer späteren Arbeit (1977) trennte KSIĄŻKIEWICZ das Taxon *Sabularia* von *Granularia* ab und betonte die Sandfüllung als Unterscheidungskriterium. LÖFFLER & GEYER (1994) hielten eine solche Trennung nicht für zweckmäßig, da sie denselben Spurentyp mit vereinzelten Pellets und Tonpartikeln sowohl in karbonatischen als auch in sandigen Sedimenten beobachteten. Tatsächlich ist eine Trennung lediglich aufgrund des verschiedenen Substrats, in dem sich der Spurentyp befindet, problematisch. Es macht jedoch einen gravierenderen Unterschied, ob der produzierende Organismus den Bau lediglich mit Partikeln aus dem Substrat verfüllt hat, oder ob es sich bei dem Füllmaterial um selbstproduzierte Pellets handelt. Im Falle von Nusplingen stellen die Rhaxen gewissermaßen eine „sandige“ Füllung dar, weswegen wir die Zuordnung zum Ichnotaxon *Sabularia* vorgezogen haben.

Ichnogenus *Phycodes* RICHTER 1850

Typusart: *Phycodes circinatum* RICHTER 1853.

Phycodes ichnosp.

Taf. 5, Fig. 3, Taf. 6, Fig. 1, 6

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o.
Material: 2 geborgene Belege.

Beschreibung. – Auf der Unterseite einer Schichtfläche tritt ein etwas verzweigter, 25 mm breiter Gang als Epirelief auf, dessen Oberfläche von in Längsrichtung gestreiften Wülsten bedeckt ist. Auf der Oberseite desselben Plattenkalkpakets sind ebenfalls leicht gestreifte, zopfartig schräg hintereinander versetzte Wülste zu erkennen, die denselben Verlauf wie auf der Oberseite besitzen und zweifellos damit in Zusammenhang stehen. Der Rest der Platte weist hingegen eine ungestörte Lamination auf. Sehr ähnliche, nur etwas kleinere Bauten aus dem schwedischen Unter-Kambrium wurden von JENSEN (1997, Fig. 28) als *Phycodes* cf. *curvipalmatus* POLLARD und *Phycodes palmatus* (HALL) abgebildet. Einige von JENSEN der Gattung *Palaeophycus* HALL zugeordnete Spuren aus denselben Schichten sind denen von *Phycodes* sehr ähnlich und möglicherweise nur unterschiedliche Stadien von Freßbauten ein und desselben Erzeugers. So könnte man ohne Kenntnis der zopfartigen Plattenoberseite und der nur geringfügigen Verzweigung des erhaltenen Ausschnitts auch das beschriebene Nusplinger Belegstück zur Spurengattung *Palaeophycus* stellen. Ein weiteres Belegstück aus dem Nusplinger Plattenkalk weist auf der Unterseite unregelmäßige, längsgeriefte Wülste auf, während auf der Oberseite derselben Platte nur ein undeutlicher Gangverlauf festzustellen ist. Auch hierbei handelt es sich ohne Zweifel um *Phycodes*. Die von POLLARD (1981: 574) aus dem englischen Keuper beschriebene Spurenart *Phycodes curvipalmatus* ist wesentlich kleiner als die Nusplinger Belegstücke und weist darüber hinaus keine Längsriefen auf.

Lebensspuren der Gattung *Phycodes* waren bisher aus dem Weißjura nicht bekannt. In der höheren Liegende Bankkalk-Formation beim „Witthoh“ südlich von Tuttlingen (nördlicher Hegau) kommen auf der Unterseite von mikritischen, intensiv von *Chondrites* bioturbierten Kalkbänken Freßbauten vor, die als *Phycodes* aff. *curvipalmatum* POLLARD identifiziert werden konnten und den von JENSEN (1997) beschriebenen unterkambrischen Freßbauten morphologisch bemerkenswert nahestehen (Taf. 6, Fig. 2). Die Fundschichten beim „Witthoh“ besitzen ungefähr dasselbe Alter wie der Nusplinger Plattenkalk. Diese wesentlich besser erhaltenen Fundstücke entsprechen auch von den Dimensionen her denen im Nusplinger Plattenkalk recht gut und stammen deswegen möglicherweise von demselben Erzeuger.

Ichnogenus *Thalassinoides* EHRENBERG 1944

Typusart: *Thalassinoides callianassae* EHRENBERG 1944.

Thalassinoides suevicus (RIETH)

Taf. 7, Fig. 1

v *1933 *Cylindrites suevicus* QUENST. – RIETH, S. 274, Taf. 1, Fig. a–b, Taf. 2, Fig. a, Taf. 3, Fig. a–b.
1967 *Thalassinoides* cf. *suevicus* (RIETH). – KENNEDY, S. 140, Taf. 1, Fig. 1. – [Mit Synonymie]
1973 *Spongeliomorpha suevica* (RIETH 1932). – FÜRSICH, S. 730
aff. 1981 *Thalassinoides* cf. *suevicus* (RIETH) 1932. – POLLARD, S. 581, Taf. 90, Fig. 1–7; Abb. 8.
1990 *Thalassinoides suevicus*. – BROMLEY, Fig. 9.11a, ? Fig. 8.3.

Lectotypus: Trotz der häufigen Verwendung der Spurenart *Thalassinoides suevicus* wurde bisher kein Lectotypus aus der RIETHschen Syntypen-Serie ausgewählt. Hiermit wird deswegen das Original zu RIETH 1933, Taf. 1, Fig. a–b zum Lectotypus designiert. Es wurde in Baumaterial zu einer Gartenmauer in Reutlingen gefunden und stammt vermutlich aus dem Braunjura β. Die Arbeit von RIETH wurde nicht, wie immer wieder fälschlicherweise angegeben, schon 1932, sondern erst am 7. Januar 1933 veröffentlicht.

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Plattenkalk PK 5–6.

Beschreibung. – Die relativ seltenen *Thalassinoides*-Bauten im Nusplinger Plattenkalk sind nur schwer als solche erkennbar, da sie nicht streng in horizontalen Lagen auftreten, sondern jeweils mehrere Lagen durchdringen. Dadurch findet man nur selten Gangverzweigungen, öfter hingegen kurze Teilabschnitte oder Durchstichspunkte von vertikalen Gängen. Die Gänge besitzen meist Durchmesser von nur etwa 14–18 mm und lassen sich durch gelegentlich eingeschwemmtes Material wie Bruchstücke von Ammonitengehäusen und ähnliches als ehemals offene Hohlraumsysteme erkennen. Gegenüber der umgebenden Matrix ist das Sediment innerhalb der Bauten rauher und farblich etwas heller. Die Bauten gehen stets von stärker bioturbaten Lagen aus und besitzen in der Regel nur eine sehr geringe Eindringtiefe (weniger als 5 cm) in die Plattenkalkfazies darunter. In einer bestimmten Lage innerhalb des Plattenkalks Pk 6 waren auffällig viele *Thalassinoides*-Bauten zu verzeichnen, die meist über eine Distanz von 8 cm horizontal verliefen, um sich dann entweder zu verzweigen oder nach oben abzubiegen. In dieser Lage wurde auch eine Exuvie des Krebses *Glyphaea pseudoscyllarus* (SCHLOTHEIM) gefunden (Taf. 7, Fig. 2) , der wohl als Erzeuger dieser *Thalassinoides*-Bauten angesehen werden kann.

Thalassinoides-Bauten wurden auch in einer turbiditischen Lage der Liegenden Bankkalke innerhalb der Forschungsbohrung 1, die neben dem Nusplinger Steinbruch abgeteuft wurde, nachgewiesen. Im Gegensatz zu den oben erwähnten Bauten von *Chondrites ligulatus* tritt *Thalassinoides* vor allem in den kreuzgeschichteten Partien der Turbiditlage auf, wobei durch die Bioturbation das ursprüngliche Gefüge teilweise zerstört wurde. Die bis 1,5 cm breiten Gänge führen zahlreiche Partikel, die aus der Grobfraktion des Turbidits verschleppt wurden. Vereinzelte Gänge sind auch noch in den höheren Partien zusammen mit *Chondrites ligulatus* zu beobachten.

Bemerkungen. – FÜRSICH (1973) synonymisierte die Ichnotaxa *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* und *Thalassinoides*, die wohl allesamt Krebsbauten darstellen. Diesem Vorgehen wurde jedoch nicht allgemein gefolgt (BROMLEY & FREY 1974, BROMLEY 1990: 179ff), so daß hier einer engeren Fassung dieser Taxa der Vorzug gegeben wird, bei welcher der unterschiedlichen Architektur und Morphologie der Bauten Rechnung getragen wird.

Gelegentlich werden auch *Thalassinoides*-Bauten als *Thalassinoides suevicus* (RIETH) bezeichnet, deren Wände mit Fischresten und ähnlichem ausgekleidet sind (BROMLEY 1990, Fig. 8.3). Das von RIETH (1933) beschriebene Material aus dem Schwäbischen Jura weist diese Besonderheit jedoch in keinem Fall auf, so daß hierfür ein eigenes Taxon zu errichten wäre. Die mit Fischresten ausgekleideten Bauten aus dem höheren Malm der Schwäbischen Alb wurden von FUCHS (1935) fälschlicherweise als agglutinierte *Terebella*-Wurmröhren interpretiert.

Ichnogenus *Protopaleodictyon* KSIĄŻKIEWICZ 1970

Typusart: *Protopaleodictyon incompositum* KSIĄŻKIEWICZ 1970.

Protopaleodictyon ichnosp.

Taf. 8, Fig. 3

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Plattenkalk PK 3, Mitte.
Material: 2 geborgene Belegstücke.

Beschreibung. – Auf der Unterseite einer Platte traten wulstige, etwa 5 mm breite Spuren als positives Relief in Erscheinung, die etwas hin- und herpendeln und sich dabei gelegentlich aufgabeln. Durch diese Aufgabelungen entsteht ein unvollkommenes Polygonmuster mit einer Maschenweite von 2–2,5 cm. Die Füllung der Gänge unterscheidet sich nicht von der umgebenden Matrix. Interne Differenzierungen sind ebenfalls nicht erkennbar.

Das Plattenkalkpaket mit dem *Protopaleodictyon*-Spurenhorizont ist sehr fein, beinahe papierschieferartig laminiert und außerdem durch leichte Gleitprozesse etwas gestriemt.

Ichnogenus *Megagrapton* KSIĄŻKIEWICZ 1968

Typusart: *Megagrapton irregulare* KSIĄŻKIEWICZ 1968.

Megagrapton irregulare KSIĄŻKIEWICZ

Abb. 4

*1968 *Megagrapton irregulare* n. „sp.“ – KSIĄŻKIEWICZ, S. 5, Fig. 3.
1976 *Megagrapton irregulare* KSIĄŻKIEWICZ. – SEILACHER, S. 321, Fig. 11a, d.
1977 *Megagrapton irregulare* KSIĄŻKIEWICZ 1968. – KSIĄŻKIEWICZ, S. 185, Taf. 25, Fig. 6–8, Abb. 44.

Vorkommen: Nusplinger Steinbruch, Plattenkalk F.
Material: 1 geborgenes Belegstück.

Beschreibung. – Bei den Nusplinger Funden handelt es sich um 2–3mm breite Gänge, die sich mitunter verzweigen, um sich unter der Bildung unregelmäßiger, weiter Maschen teilweise auch wieder zu vereinigen. Die insgesamt mindestens eine Länge von einem halben Meter erreichenden, an ein Bergwerk erinnernden Gänge weisen eine größere Anzahl blind endender Seitenschächte auf, was auf eine mehrmalige Benutzung der Gänge deutet. Auf derselben Platte, deren Spurenmuster auf Abb. 4 herausgezeichnet wurde, kommt auch noch ein kleinerer, angefangener Bau vor, der einige kurz hintereinanderfolgende Seitenschächte aufweist und einen ge-

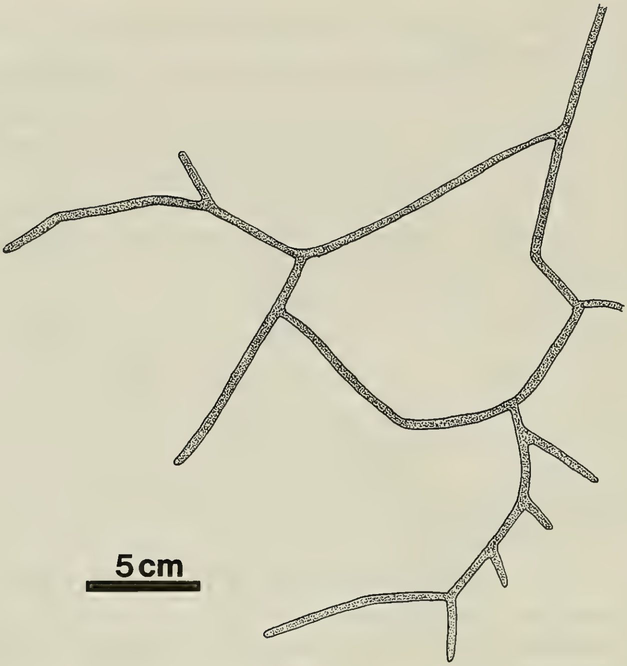


Abb. 4. *Megagrapton irregulare* KSIĄŻKIEWICZ. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63571.

ringeren Durchmesser besitzt. Gegenüber *Protopalaeodictyon* kommt trotz der gelegentlichen Vereinigung von Gängen kein Polygonmuster zustande. Außerdem sind die Gänge von *Megagrapton* wesentlich schmäler.

Ichnogenus *Kouphichnium* NOPCSA 1923

Typusart: *Ichnites lithographicus* OPPEL 1862.

Kouphichnium lithographicum (OPPEL)

Abb. 5; Taf. 10, Fig. 1

*1862 *Ichnites lithographicus.* – OPPEL, S. 121, Taf. 39.
1975 *Kouphichnium lithographicum* (OPPEL). – HÄNTZSCHEL, S. W75. – [Dort weitere Synonymie]

Vorkommen: Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 25 cm unter K2; Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 15–25 cm v. o.
Material: 3 Platten.

Beschreibung. – Limulidenfährten waren bislang im Nusplinger Plattenkalk im Gegensatz zum Solnhofener Plattenkalk völlig unbekannt und wurden als fehlend angesehen (GOLDRING & SEILACHER 1971), obwohl einige wenige Belegstücke des Erzeugers *Mesolimulus* als Körperfossil sowohl im alten Fundmaterial bekannt waren als auch bei der neuen Grabung zum Vorschein kamen (DIETL et al. 1997, Taf. 4). Relativ gut erhaltene Fährten beschränken sich bisher auf eine einzige Schichtfläche. Auf einer größeren geborgenen Platte sind die Reste von 3 verschiedenen Spurengruppen erkennbar, die aufgrund ihrer Abmessungen mindestens von 2 verschiedenen Individuen stammen müssen. Es handelt sich lediglich um Eindrücke der vorderen Laufbeine, während vom Telson keine Eindrücke vorhanden sind. Die deutlichste Spur besteht aus charakteristischen Trittsiegeln von 5 cm Länge und 4,5 cm Breite, die einen seitlichen Abstand von 19 cm aufweisen, was auf ein recht großes Tier von über 20 cm Breite schließen läßt. Die paarigen Trittsiegel folgen in Abständen zwischen 15 und 20 cm aufeinander. Die Trittsiegel sind als Eindrücke auf der Liegendplatte erhalten, während auf der Hangendplatte Ausgüsse davon erkennbar sind. Eine durch die Plattenbegrenzung unpaare, aber mehrfach repetierte weitere Trittsiegelspur verläuft ungefähr in einem rechten Winkel zur ersten und dürfte wegen ihrer identischen Dimensionen von einem gleichgroßen Individuum, vielleicht sogar demselben, stammen. Nur schwach in starkem Streiflicht erkennbar ist eine weitere Fährte aus Trittsiegeln mit einer Länge von 1,7 und einer Breite von 0,6 cm. Die Spurbreite beträgt hier lediglich 6,5 cm, wobei zunächst nur die Trittsiegel einer Seite eingedrückt sind, anschließend verlagern sich die Eindrücke auf die andere Seite. Der Abstand von zwei hintereinanderfolgenden Trittsiegeln beträgt etwa 6 bis 7,5 cm. Diese Fährte gehört zu einem wesentlich kleineren Individuum als die beiden anderen. Die kleineren Trittsiegel lassen wesentlich weniger Details erkennen, da sie sich offenbar weniger stark in das Sediment eingedrückt haben. Sie sind jedoch durchaus vergleichbar mit solchen aus dem Solnhofener Plattenkalk, die von ähnlich kleinen Individuen erzeugt worden sind. GOLDRING & SEILACHER (1971) vermuteten einen grundsätzlichen Unterschied in der Erhaltung von Limulidenfährten in Plattenkalken gegenüber „normalem“ Sediment. Dabei soll es sich lediglich bei den Plattenkalk-Fährten um echte Oberflächenspuren handeln, während die ohne Telsoneindrücke vorliegenden Trittsiegel in anderen Substraten generell als „Unterspuren“ gedeutet wurden, die also in einer anderen Ebene unter der ehemaligen Sedimentoberfläche entstanden sein sollen. In unserem Fall zeigt sich, daß unterschiedlich große Individuen deutlich unterschiedliche Fährten hinterlassen und sich die Form der Trittsiegel vergleichbar großer Individuen grundsätzlich nicht von denen im Solnhofener Plattenkalk unterscheidet. Obwohl es sich um einen echten Laminit handelt, treten auf der Fährtenplatte in Schicht G keinerlei Telsoneindrücke auf, so daß man die Spuren nach GOLDRING & SEILACHER (1971) ebenfalls als „undertracks“ deuten müßte. Naheliegender ist jedoch die Erklärung, daß es sich hierbei um Schwimmfährten handelt, wobei sich die Limuliden lediglich mit ihrem längsten Beinpaar immer wieder am Grund abgestoßen haben. Dafür spricht auch der große Abstand identischer Trittsiegel, die bei den auf der Sedimentoberfläche laufenden Mesolimuliden im Solnhofener Plattenkalk sehr dicht hintereinander folgen, vermutlich aufgrund der Zähigkeit des Substrats oder auch als Folge abweichenden Verhaltens der Tiere in einem dort lebensfeindlichen Milieu, wo man dann das Tier mitunter noch am Ende der Fährte finden kann. Die Ausgüsse der Hangendplatte sind außerdem in darüberfolgenden Lagen nicht repetiert, so daß ein Durchdrücken der Beine durch mehrere Schichten nicht belegt werden kann. Eine sehr undeutliche *Kouphichnium*-Fährte befand sich außerdem auf einer Schichtunterfläche des Plattenkalks Pk 6. Außer den Beineindrücken waren in diesem Fall auch noch mutmaßliche Ausfüllungen von Telsoneindrücken erkennbar. Das Fundstück erinnert an das unregelmäßige Einsetzen der von LEICH (1969, Abb. S. 67, rechts oben) abgebildeten Fährte, an deren Ende ein *Mesolimulus walchi* liegt.

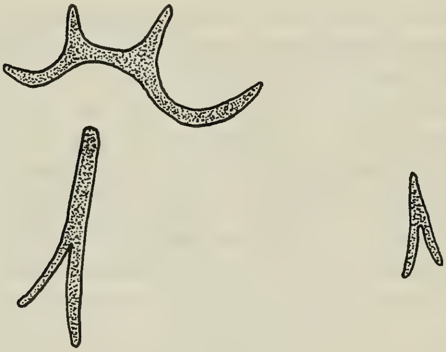


Abb. 5. *Kouphichnium lithographicum* (Oppel). Einzelne Trittsiegel von verschiedenen Individuen auf der Fährtenplatte in Schicht G. – x1.

Die fossilen Fährten von Limuliden wurden von Caster (1938) erschöpfend behandelt und auch mit denen heutiger Limuliden verglichen. Hierbei zeigt sich, daß sich die Fährten verschiedener Arten aus unterschiedlichen Epochen außerordentlich ähneln. Unterschiede bestehen eher in Details der Abprägung und erweisen sich meist als substratabhängig.

Ichnogenus *Telsonichnus* n. ichnog.

Typusart: *Telsonichnus speciosus* n. ichnosp.
Derivatio nominis: Von Telson = Schwanzfächer von Crustaceen.

Diagnose. – Pfeilförmige, hintereinanderfolgende und untereinander median verbundene erhabene Wülste, die ein Epirelief auf Schichtflächen bilden.

Telsonichnus speciosus n. ichnosp.

Taf. 9, Fig. 1–3

Holotypus: Original zu Taf. 9, Fig. 1, SMNS Inv.-Nr. 63196.
Locus typicus: Egesheim (Zollernalbkreis, westl. Schwäbische Alb), Steinbruch auf dem Westerberg W Nusplingen auf Egesheimer Gemarkung.
Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Plattenkalk PK 4, 5–10 cm von oben.
Derivatio nominis: nach dem Erzeuger dieser Spur, dem Krebs *Antrimpos speciosus* Münster.
Material: 13 geborgene Belege.
Vorkommen: Egesheimer Steinbruch, Plattenkalk Pk 4–6; Nusplinger Steinbruch, Plattenkalk Schicht G.

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung.

Beschreibung. – Der Holotypus von *Telsonichnus speciosus* n. ichnosp. besteht aus 3 pfeilförmigen, erhabenen Wülsten auf einer Schichtoberseite, die durch eine rillenartige Vertiefung miteinander verbunden sind. Die Breite der Wülste beträgt konstant 22 mm. Der Abstand vom ersten zum mittleren beträgt 4,5 cm, vom mittleren zum hinteren 6,3 cm. Der hintere Wulst ist schwächer ausgebildet als die beiden vorderen, dahinter setzt sich die verbindende Rille noch ein Stück fort, ehe sie sich verliert. Wie zahlreiche weitere Stücke zeigen, ist sowohl der Abstand der Wülste zueinander wie auch die Anzahl der Wülste höchst variabel.

Auffällig ist das Fehlen dieses Spurentyps in den jüngeren Plattenkalk-Schichten F, D und C, obwohl aus diesen durchaus Funde des Krebses *Antrimpos speciosus* vorliegen. Die Ursache dieses Fehlens – falls man es nicht lediglich mit einer Fundlücke aufgrund zu geringer Grabungsfläche zu tun hat – könnte eine primär höhere Wassersättigung des Bodensediments sein, wodurch solche Spuren nicht erhaltungsfähig gewesen wären. Hierfür sprechen mehrere Funde von Krebsen aus dem Plattenkalk der Schicht D in derselben Fundlage wie in den tieferen Schichten, jedoch ohne die dazugehörigen Spuren.

Ichnogenus *Serpentichnoides* n. ichnog.

Typusart: *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnosp.
Derivatio nominis: Nach dem oberflächlich an das Bewegungsmuster einer Schlange („Seitenwinden“) im Wüstensand erinnernde Spurenbild.

Diagnose. – Asymmetrische, seitlich hintereinander versetzte schmale Streifen auf Sedimentoberflächen.

Serpentichnoides nusplingensis n. ichnosp.

Abb. 6–7, Taf. 10, Fig. 2

Holotypus: Original zu Taf. 10, Fig. 2, SMNS Inv.-Nr. 63570.
Locus typicus: Nusplingen (Zollernalbkreis, westl. Schwäbische Alb), alter Steinbruch auf dem Westerberg W Nusplingen.
Stratum typicum: Nusplinger Plattenkalk, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.
Derivatio nominis: nach dem Vorkommen im Nusplinger Plattenkalk.
Material: mehrere Teilstücke der auf Abb. 7 dargestellten Fläche, einige Belegstücke aus anderen Fundschichten.
Vorkommen: Nusplinger Steinbruch, Plattenkalk Schicht G.

Diagnose. – Siehe Diagnose der Gattung.

Beschreibung. – Die Spur *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnosp. verläuft auf Schichtoberflächen in Gestalt seitlich hintereinander versetzter, etwa 5 mm breiter Streifen, die kaum vertieft sind, sondern lediglich die sonst glatte Sedimentoberfläche aufrauhen. Dabei folgt jeweils ein durchgezogener einem unterbrochenen Streifen. Der durchgezogene erreicht beim Holotypus eine Länge von etwa 38–39 cm, der durchbrochene lediglich etwa 32 cm. Der durchbrochene Streifen besteht aus 3 Teilabschnitten, wobei die ersten beiden (längeren) jeweils eine mediane, 3,5 cm lange Ausbuchtung aufweisen. Die Ausbuchtungen folgen einander in einer Distanz von 13 cm. Der Abstand zweier gleichartiger Streifen zueinander beträgt 4,5 bis 5 cm; der Abstand zwischen dem durchgezogenen und dem unterbrochenen etwa 3 bis 3,5 cm. Die Breite der gesamten Spur beträgt 10–12 cm.

Die Untersuchung mehrerer Spuren auf derselben Fläche ergab, daß einige davon in ihren Abmessungen mehr oder weniger übereinstimmen, während sich eine durch deutlich größere Länge der Einzelstreifen auszeichnet. Man darf daraus wohl schließen, daß mehrere Spuren von demselben Individuum erzeugt wurden, insgesamt aber mindestens zwei Individuen nahezu gleichzeitig beteiligt waren.

Da die Spur nicht in das Sediment eindringt, sondern dieses lediglich streift, müßte es sich bei *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnosp. um eine Schwimmfährte

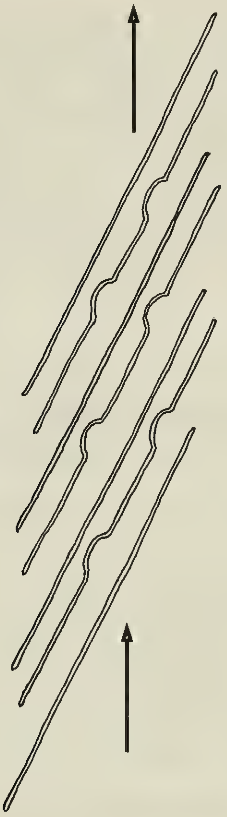


Abb. 6. *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnog. n. ichnosp. Prinzip des Fährtenmusters bei optimaler Erhaltung. Länge eines Streifens etwa 38 cm.

handeln. Eine Deutung als Schleifmarken unbelebter Gegenstände am Meeresgrund kann dadurch ausgeschlossen werden, daß die Eindrücke abrupt einsetzen und auch wieder verlöschen, dabei keine Vorzugsrichtung besitzen, sondern auf derselben Fläche teilweise sogar entgegengesetzt verlaufen. Auch ein plötzlicher Richtungswechsel konnte beobachtet werden.

Die hintereinander versetzten Eindrücke lassen sich unter Umständen mit einer Rotationsbewegung erklären. Bei einem rein passiven Rolltransport müßten die Enden der Eindrücke eine ausgeschwänzte Form besitzen. Auch die auffällige Asymmetrie ist nur schwer deutbar. Auf jeden Fall dürfte die Asymmetrie der Spur eine entsprechende Asymmetrie des Erzeugers selbst oder zumindest seines Bewegungsverhaltens zur Ursache haben.

Vergleiche. – Echte Schwimmfährten von Fischen oder anderen schwimmenden Organismen sind bisher so gut wie unbekannt. ABEL (1930) beschrieb aus lithographischen Plattenkalken der südlichen Frankenalb bei Painten angebliche Quastenflosser-Schwimmfährten, doch handelt es sich bei diesen eindeutig um Ammoniten-Rollmarken. Echte Schwimmfährten wurden fast ausschließlich im Rezenten beobachtet, wo gewisse Plattfische im Watt Spuren hinterlassen, die aber fossil kaum

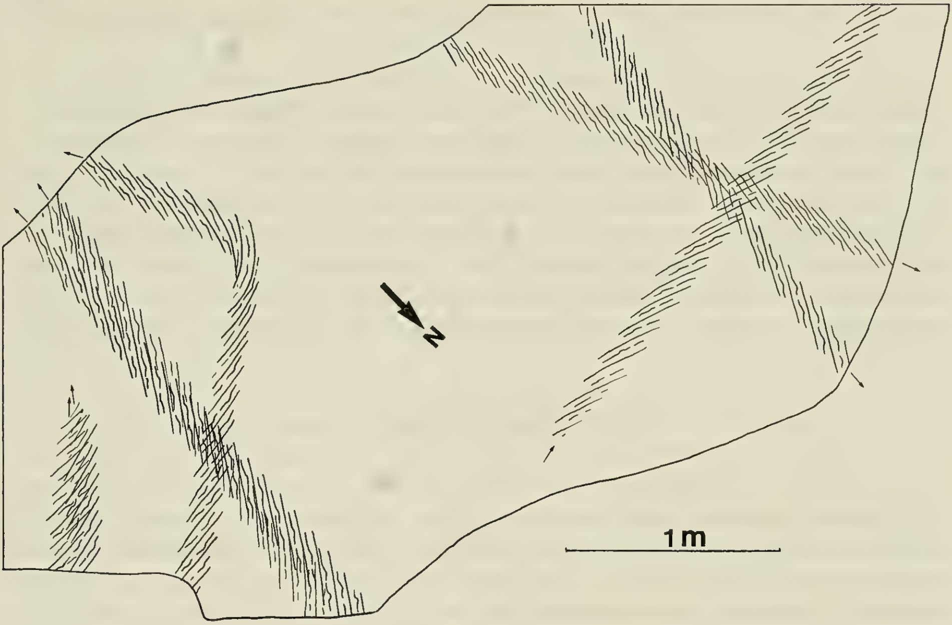


Abb. 7. *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnog. n. ichnosp. Anordnung der Spuren auf der flächenhaft aufgedeckten Lage im Plattenkalk G (40–50 cm v. o.). Die Spuren wurden zur Dokumentation mit Filzstift von der Schichtfläche auf eine transparente Plastikfolie übertragen.

erhaltungsfähig wären (Wachs 1930). Mit der vorliegenden Spur vergleichbare Ichnotaxa liegen bis jetzt nicht vor. Asymmetrische Bewegungsfährten wurden von Seilacher (1955) aus dem Paläozoikum beschrieben und auf Arthropoden, wohl Trilobiten, zurückgeführt. In letzterem Fall kann man deutlich zwei nebeneinander verlaufende Streifen von Eindrücken verfolgen, während *Serpentichnoides* n. ichnog. stets nur aus einfachen Streifen besteht.

Incertae sedis
? *Cruziana* ichnosp.
Taf. 8, Fig. 1

Vorkommen: Egesheimer Steinbruch. Plattenkalk Pk 5, 0–5 cm v. o.; Pk 6, 0–2 cm v. o.; DB 5, untere Hälfte.

Material: 3 Belege.

Beschreibung. – Auf der Unterseite weniger Plattenkalklagen sind jeweils in einem eng begrenzten, durchwühlten Bereich stark gewundene Lebensspuren erhalten, die in der Art eines Fischgrätenmusters in das angrenzende Sediment hineingreifen. Auf der jeweiligen Plattenoberseite befindet sich im Bereich des Verlaufs dieser Spur eine Depression, in der das Sediment völlig durchwühlt ist. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um die Wühlspur eines Arthropden. Vergleichbare Bildungen mit allerdings regelmäßigerem Verlauf wurden von Jensen (1997, Fig. 28) als „*Cruziana* cf. *rusoformis*“ bezeichnet. Ähnlich sind auch die „arthropod scratch marks, type B“ desselben Autors, doch sind diese auf Schichtoberflächen beschränkt.

4. Weitere, nicht behandelte Spurenfossilien aus dem Nusplinger Plattenkalk

Neben den oben beschriebenen Grab- und Freßbauten sowie einigen Bewegungsspuren treten im Nusplinger Plattenkalk weitere Ichnofossilien auf. Hierbei handelt es sich um verschiedenartige Kotspuren, darunter die bekannte, aus *Saccocoma*-Resten bestehende Kotschnur *Lumbricaria* und weitere Koprolithen-Typen bzw. um Speiballen. Zahlreiche Fossilien im Nusplinger Plattenkalk, wie Fische, Krebse, Seeigel, Belemnitenrostren und Ammonitenschalen weisen sehr häufig Biß- und Fraßspuren auf. All diese Reste ergeben deswegen wichtige Hinweise auf Nahrungsketten der in der Westerberg-Wanne lebenden Organismen und sollen im Zusammenhang mit palökologischen Fragestellungen separat behandelt werden.

5. Ichnofossilien und ihre Erzeuger

Bei Ichnofossilien handelt es sich um das Produkt einer Wechselwirkung zwischen einem lebenden Organismus und dem Sediment, die durch dessen Lebensäußerungen entstehen. Durch ein ähnliches Verhaltensmuster können ähnliche oder gleichartige Spuren von ganz verschiedenen Organismen erzeugt werden. Nur selten kann man den konkreten Erzeuger eines Spurenfossils dingfest machen.

Bei *Thalassinoides* wurden aufgrund des Vergleichs mit heutigen Krebsbauten, wie dem von *Callianassa,* endobenthisch lebende Crustaceen als Erzeuger angenommen. Diese Annahme kann in ganz vereinzelten Fällen durch in-situ-Funde von Krebsen gestützt werden. So beschrieben BROMLEY & ASGAARD (1972) aus dem grönländischen Unterjura *Thalassinoides*-Bauten mit darin befindlichen Resten des Krebses *Glyphaea rosenkrantzi.* Auch im Bathonium von England konnte man eine Art der Gattung *Glyphaea* als Erzeuger von *Thalassinoides* nachweisen (SELLWOOD 1971). Die im Germanischen Oberen Muschelkalk auftretenden *Thalassinoides*-Bauten enthalten als extreme Seltenheit den Krebs *Pemphix sueuri* (unpubl., SMNS). Gelegentlich lassen sich Krebse als Erzeuger von *Thalassinoides*-Bauten auch indirekt durch Funde von Krebskoprolithen in der Gangfüllung oder der Wand nachweisen. Der oben erwähnte Fund des Häutungshemds einer *Glyphaea* gehört ohne Zweifel ebenfalls in diese Kategorie, da es in einer durch *Thalassinoides* bioturbierten Plattenkalklage gefunden wurde, während *Glyphaea* in allen anderen Schichten des Nusplinger Plattenkalks bisher nicht nachgewiesen werden konnte. Ein anderes Spurentaxon, *Telsonichnus* n. ichnosp., läßt sich sogar einem konkreten Erzeuger zuordnen. Diese isoliert betrachtet zunächst kaum deutbare Spur konnte vielfach im Zusammenhang mit gebissenen Resten des Krebses *Antrimpos speciosus* nachgewiesen werden, der die Spur mit seinem Telson erzeugte. Die eigentümliche Bewegungsspur *Serpentichnoides* n. ichnog. muß von größeren Tieren wie Fischen oder Krebsen erzeugt worden sein; weder der Erzeuger noch ein plausibler Mechanismus für die Entstehung des regelmäßigen Musters lassen sich vorerst erkennen. Man muß sich daher in diesem Fall vorläufig mit der Aussage zufrieden geben, daß es gewissen vagilen Nektonten möglich war, sich in der Wassersäule unmittelbar über dem Meeresboden aufzuhalten.

6. Beziehungen zwischen Spurenfauna und Sedimentation im Nusplinger Plattenkalk

Gegenüber den Liegenden Bankkalken im Unterlager des Nusplinger Plattenkalks kommt es mit dem Einsetzen der Plattenkalk-Fazies zunächst zu einem weitgehenden Aussetzen der Bioturbation, wodurch eine Feinschichtung erhalten blieb. Als Ursache für das Verschwinden benthonisch lebender Organismen kommt wohl in erster Linie eine fehlende Durchmischung des Wasserkörpers in Frage, in dessen Folge am Meeresboden stagnierende Verhältnisse auftraten. Verglichen mit bisherigen Modellen, bei denen ein sukzessives Verschwinden bestimmter Ichnotaxa mit sich zunehmend verschlechternder Sauerstoff-Versorgung am Meeresboden hergestellt wurden (Savrda & Bottjer 1989; Leszczynski et al. 1996; Wignall 1991) erweisen sich die Verhältnisse im Nusplinger Plattenkalk wesentlich komplexer. Das bei zunehmendem Sauerstoffmangel als am längsten aushaltend angesehene Spurentaxon *Chondrites* kommt im Nusplinger Plattenkalk nur ganz untergeordnet vor, ist dagegen in den bioturbaten Liegenden Bankkalken darunter außerordentlich häufig. Bei turbiditischen Ereignissen wurde die Stagnation immer wieder aufgehoben. Dabei stellten sich ganz kurzfristig speziell angepaßte Benthonten ein, die meistens ebenso rasch wieder verschwanden, sobald sich die Lebensbedingungen wieder verschlechterten und der ursprüngliche Stagnationszustand wiederkehrte. *Thalassinoides* und eine Vielzahl anderer, sehr spezieller Taxa treten zwar immer wieder scheinbar inmitten einer sonst völlig unbioturbierten Serie auf, doch ist dabei meistens doch ein Zusammenhang mit Turbiditereignissen gegeben, von denen die verzweigten Bauten eine kurze Strecke in das laminierte Sediment hinunterreichen. Die allermeisten Spurentaxa reichen von diesen Turbiditlagen ausgehend allerdings nur sehr seicht in das unterlagernde Plattenkalksediment, auch wenn man eine gewisse Kompaktion berücksichtigt. Dies mag seine Ursache darin haben, daß einzelne Plattenkalklagen sehr frühzeitig lithifizierten und durch diese „Zementation" einer späteren Bioturbation entzogen wurden. Auffällig ist die ab und zu beobachtbare Besie-

Tab. 1. Übersicht über die Verbreitung von Spurenfossilien im Nusplinger Plattenkalk.

	Pk6	DB5	Pk5	DB4	PK4	Pk3	G	F	E–C
Rhizocorallium	+	–	+	–	+	–	–	–	–
Furculosus	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Haentzschelinia	+	+	–	+	–	–	–	+	–
Dactyloidites	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Parahaentzschelinia	+	+	–	+	–	–	–	–	–
Chondrites	–	+	–	–	–	–	–	–	–
Granularia	+	–	–	–	+	–	–	–	–
Sabularia	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Phycodes	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Thalassinoides	+	–	+	–	–	–	–	–	–
Protopaleodictyon	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Megagrapton	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Kouphichnium	+	–	–	–	–	–	+	–	–
Telsonichnus	+	–	+	–	+	–	+	–	–
Serpentichnoides	–	–	–	–	–	–	+	–	–
? *Cruziana*	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Anzahl der Taxa	11	4	3	2	3	1	3	3	0

delung des Substrats durch lediglich ein einzelnes Taxon oder zumindest durch nur sehr wenige Arten, so daß man annehmen muß, daß es sich bei den Erzeugern dieser Spuren im wesentlichen um r-Strategen gehandelt haben dürfte. Die geringe Spurendiversität innerhalb einer bestimmten Lage hängt auch sicherlich damit zusammen, daß es sich jeweils nur um den Beginn einer Besiedelungs-Sukzession handelt, die sogleich wieder durch sich verschlechternde Verhältnisse abgebrochen wurde. Dadurch sind gewissermaßen nur die Pionierbesiedler repräsentiert, deren Spuren bei normalen Sedimentationsverhältnissen durch eine nachfolgende Bioturbation wieder völlig ausgelöscht werden. Im Profil kann man zum Hangenden hin eine zunehmende Verarmung an solchen benthosführenden Horizonten und Ichnotaxa insgesamt (vgl. Tab. 1.), sowie eine gleichzeitige Zunahme stark bituminöser, feinerkörniger Plattenkalke, feststellen. Der Wasseraustausch mit dem offenen Meer dürfte also weiter eingeschränkt worden sein, was am besten mit einem relativ sinkenden Meeresspiegel zu erklären ist, bei dem immer größere Schwammriffareale in der Umgebung der heutigen Plattenkalkwannen als Inseln aufgetaucht sind. Trotz einer solchen relativen Verflachungstendenz sind auch in den jüngeren Plattenkalk-Schichten noch keine Anzeichen für grundberührende Strömungen (außer im Zusammenhang mit Turbidit- oder Rutschungsereignissen) erkennbar. Durch die zunehmende Restriktion der Lebensbedingungen am Meeresboden und vor allem innerhalb des Sediments selbst blieben nennenswerte Besiedelungen auf ganz wenige Schichten beschränkt (z. B. vereinzeltes Auftreten von *Megagrapton*, *Haentzschelinia* oder *Dactyloidites* in Schicht F).

Obwohl der Nusplinger Plattenkalk eine rein karbonatische Bildung darstellt, beinhaltet die Spurenfauna eine Reihe von Taxa, die sonst nur aus feinklastischen Sedimenten bekannt waren. Vermutlich ist dies eine Folge seines hohen Gehalts an biogenen Komponenten in Silt- bis Sandkorngröße. Vergleichbares gilt auch für den Germanischen Muschelkalk und einige darin auftretende Spurentaxa.

Das gelegentliche Auftreten von Bewegungsspuren, Schwimmspuren und geringfügigen Störungen der Lamination in der Plattenkalk-Fazies zeigt an, daß die Wassersäule unmittelbar über dem Meeresboden zumindest zeitweise durchaus belebt war, was seinen Ausdruck auch in zahlreichen Koprolithen und Fossilien mit Bißspuren findet.

7. Literatur

Abel, O. (1930): Fährtenstudien. 3. Über Schwimmfährten von Fischen und Schildkröten aus dem lithographischen Schiefer Bayerns. – Palaeobiologica, **3**: 371–412, 6 Taf.; Wien.

Aldinger, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., Abt. B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

Bernier, P. (1985): Cerin. Une lagune tropicale au temps des dinosaurs. 136 S., zahlr. Abb.; (Muséum de Lyon).

Bromley, R. G. (1990): Trace Fossils. Biology and Taphonomy. – Special topics in Palaeontology, **3**, XI+280 S., zahlr. Abb.; London (Unwin Hyman).

Bromley, R. G. & Asgaard, U. (1972): The burrows and microcoprolites of *Glyphaea rosenkrantzi*, a Lower Jurassic palinuran crustacean from Jameson Land, East Greenland. – Rapp. Grønland Geol. Unders., **49**: 15–21, 5 Abb.; København.

Bromley, R. G. & Frey, R. W. (1974): Redescription of the trace fossil *Gyrolithes* and taxonomic evaluation of *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* and *Spongeliomorpha*. – Bull. geol. Soc. Denmark, **23**: 311–335, 1 Taf., 11 Abb.; Copenhagen.

Caster, K. E. (1938): A restudy of the tracks of *Paramphibus*. – J. Paleont., **12**: 3–60, 13 Taf., 9 Abb.; Menasha/Wisconsin.

– (1940): Die sogenannten „Wirbeltierspuren“ und die *Limulus*-Fährten des Solnhofener Plattenkalks. – Paläont. Z., **22**: 19–29; Stuttgart.

Chamberlin, C. K. (1971): Morphology and ethology of trace fossils from Ouachita Mountains, southeastern Oklahoma. – J. Paleont., **45**: 212–246, 4 Taf., 8 Abb.; New York.

Dam, G. (1990): Taxonomy of trace fossils from the shallow marine Lower Jurassic Neill Klinter Formation, East Greenland. – Bull. Geol. Soc. Denmark, **38**: 119–144, 15 Abb.; Copenhagen. – [1990a]

– (1990): Palaeoenvironmental significance of trace fossils from the shallow marine Lower Jurassic Neill Klinter Formation, East Greenland. – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **79**: 221–248, 28 Abb.; Amsterdam. – [1990b]

Dietl, G., Dietl, O., Kapitzke, M., Rieter, M., Schweigert, G., Ilg, A. & Hugger, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 4 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

Edlinger, G. v. (1964): Faziesverhältnisse und Tektonik der Malmtafel nördlich Eichstätt/Mfr. – Mit einer feinstratigraphischen und paläogeographischen Bearbeitung der Eichstätter Schiefervorkommen. – Erlanger geol. Abh., **56**: 1–75, 2 Taf., 37 Abb.; Erlangen.

Fraas, O. (1854): Nusplingen – ein Seitenstück zu Solnhofen. – Correspondenzbl. zool.-mineral. Ver. Regensburg, **8**: 71–76; Regensburg.

– (1855): Beiträge zum obersten weissen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **11**: 76–107, 1 Taf.; Stuttgart.

Frengenal Martinez, M. A., Buatois, L. A. & Mangano, M. G. (1995): Invertebrate trace fossils from Las Hoya's fossil site (Serranía de Cuenca, Spain). Paleoenvironmental interpretation. – II Intern. Symp. Lithographic Limestones, Cuenca, Spain, July 1995. 67–74, 2 Abb.; Madrid (Universidad autónoma de Madrid).

Fuchs, B. (1935): Terebellen aus dem Weißjura Schwabens. – Zbl. Min. etc., B, **1935**: 210–215; Stuttgart.

Fürsich, F. T. (1973): A revision of the trace fossils *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1973**: 719–735, 5 Abb.; Stuttgart.

– (1974): Ichnogenus *Rhizocorallium*. – Paläont. Z., **48**: 16–28, 1 Taf., 2 Abb.; Stuttgart. – [1974a]

– (1974): Corallien (Upper Jurassic) trace fossils from England and Normandy. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **13**: 1–52, 36 Abb., 2 Taf.; Stuttgart. – [1974b]

– (1981): Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic of Portugal. – Com. Ser. Geol. Portugal, **67**: 153–168, 6 Taf., 11 Abb.; Lisboa.

Fürsich, F. T. & Bromley, R. G. (1985): Behavioural interpretation of a rosetted spreite trace fossil: *Dactyloidites ottoi* (Geinitz). – Lethaia, **18**: 199–207, 10 Abb.; Oslo.

Gaillard, C. (1991): Recent Organism Traces and Ichnofacies on the Deep-Sea Floor off New Caledony, Southwestern Pacific. – Palaios, **6**: 303–315, 14 Abb.; Lawrence/Kansas.

Gaillard, C., Bernier, P., Gall, J. C., Gruet, Y., Barale, G., Bourseau, J. P., Buffetaut, E. & Wenz, S. (1994): Ichnofabric from the Upper Jurassic lithographic limestone of Cerin, southeast France. – Palaeontology, **37**: 285–304, 2 Taf., 14 Abb.; London.

Goldring, R. & Seilacher, A. (1971): Limulid undertracks and their sedimentological implication. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **137**: 422–442, 9 Abb.; Stuttgart.

Groiss, J. T. (1975): Eine Spurenplatte mit *Kouphichnium* (*Mesolimulus*) *walchi* (Desmarest, 1822) aus Solnhofen. – Geol. Bl. NO-Bayern, **25**: 80–95, 1 Taf., 7 Abb.; Erlangen.

Häntzschel, W. (1930): *Spongia ottoi* Geinitz, ein sternförmiges Problematikum aus dem sächsischen Cenoman. – Senckenbergiana, **12**: 261–274, 3 Abb.; Frankfurt am Main.

– (1975): Miscellanea, Supplement 1, Trace Fossils and Problematica. – *In*: Moore, R. & Teichert, C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleonotology, XI+269 S., 110 Abb.; Boulder (Geol. Soc. America) & Lawrence (University of Kansas).

Heinberg, C. & Birkelund, T. (1984): Trace-fossil assemblages and basin evolution of the Vordekløft Formation (Middle Jurassic, Central East Greenland). – J. Paleont., **58**: 362–397, 28 Abb.; Lawrence/Kansas.

HELMS, J. (1995): Ein mehrfach verzweigtes *Rhizocorallium* aus dem Wellenkalk von Rüdersdorf. – Berliner geowiss. Abh., A, **168**: 301–308, 1 Taf., 2 Abb.; Berlin.

HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. – Aus der Heimat, **63**: 88–92, 6 Abb.; Öhringen.

JANICKE, V. (1969): Untersuchungen über den Biotop des Solnhofener Plattenkalks. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **9**: 117–181, 21 Abb., 5 Taf.; München.

JENSEN, S. (1997): Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden. – Fossils and Strata, **42**: 1–110, 67 Abb.; Oslo.

KAUFFMAN, E. (1978): Short-lived benthic communities in the Solnhofen and Nusplingen limestones. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1978**: 717–724, 3 Abb.; Stuttgart.

KENNEDY, W. J. (1967): Burrows and surface traces from the Lower Chalk of south England. – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geol., **15**: 125–167, 9 Taf., 7 Abb.; London.

KOLB, A. (1963): Riesige *Limulus*-Fährte aus dem lithographischen Schiefer von Pfalzpaint. – Geol. Bl. NO-Bayern, **13**: 73–78, 1 Abb.; Erlangen.

KSIĄŻKIEWICZ, M. (1968): O niektórych problematykach z fliszu Karpat Polskich. III. – Roczn. Pal. Tow. Geol., **38**: 3–17; Warszawa.

– (1970): Observations on the ichnofauna of the Polish Carpathians. – *In*: CRIMES, T. P. & HARPER, J. C. (eds.): Trace fossils. – Geol. J., spec. Iss., **3**: 283–322, 8 Abb., 1 Tab.; Liverpool.

– (1977): Trace fossils in the Flysch of the Polish Carpathians. – Palaeont. Polonica, **36**: 1–208, 29 Taf., 45 Abb.; Warsaw & Kraków.

KURR, J. G. (1845): Beiträge zur fossilen Flora der Juraformation Württembergs. 21 S., 3 Taf.; Stuttgart (Guttenberg'sche Buchdruckerei).

KUTSCHER, M. & RÖPER, M. (1995): Die Ophiuren des „Papierschiefers" von Hienheim (Malm zeta 3, Untertithon). – Archaeopteryx, **13**: 85–99, 5 Taf., 1 Abb.; München.

LEICH, H. (1968): Nach Millionen Jahren ans Licht. 180 S., zahlr. Abb.; Thun & München (Ott).

LESZCZYNSKI, S., UCHMANN, A. & BROMLEY, R. G. (1996): Trace fossils indicating bottom aeration changes: Folusz Limestone, Oligocene, Outer Carpathians, Poland. – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **121**: 79–87, 8 Abb.; Amsterdam.

LOBITZER, H., BODROGI, I. & FILÁCZ, E. (1994), mit Beitr. von STRADNER, H. & SURENIAN, R.: Lebensspuren der Oberalmer, Schrambach- und Roßfeld-Schichten. – *In*: LOBITZER, H., CSÁSZAR, G. & DAURER, A. (Hrsg.): Jubiläumsschrift 20 Jahre Geologische Zusammenarbeit Österreich – Ungarn, Teil 2. 285–322, 12 Taf., 2 Abb., 2 Tab.; Wien (Geol. Bundesanstalt).

LÖFFLER, S. & GEYER, O. F. (1994): Über Lebensspuren aus dem eozänen Belluno-Flysch (Nord-Italien). – Paläont. Z., **68**: 491–519, 10 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

MAYER, G. (1954): Ein neues *Rhizocorallium* aus dem mittleren Hauptmuschelkalk von Bruchsal. – Beitr. naturkdl. Forsch. Südwestdeutschl., **13**: 80–83, 2 Taf.; Karlsruhe.

OPPEL, A. (1862): Ueber Fährten im lithographischen Schiefer (*Ichnites lithographicus*). – Paläont. Mittheil. Mus. Bayer. Staates, **1**: 121–125, 1 Taf.; Stuttgart.

POLLARD, J. E. (1981): A comparison between the Triassic trace fossils of Cheshire and South Germany. – Palaeontology, **24**: 555–588, 5 Taf., 8 Abb.; London.

POMEL, A. (1849): Matériaux pour servir à la flore fossile des terrains jurassiques de la France. Amtl. Ber. Versamml. Ges. Deutsch. Naturforsch. u. Aerzte 1847, S. 332–354; Aachen.

QUENSTEDT, F. A. (1856–57): Der Jura. 842 S., 45 Abb., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

RIETH, A. (1933): Neue Funde spongeliomorpher Fucoiden aus dem Jura Schwabens. – Geol. Paläont. Abh., N.F. **19**: 257–294, 5 Taf.; Jena.

RÖPER, M. (1992): Beitrag zur Deutung des Lebensraums der Plattenkalke der Altmühlalb (Malm Epsilon 2 bis Malm Zeta 3). – Diss. Univ. Bonn, XVII+96+25 S., 14 Taf., 1 Profil; Bonn (Selbstverlag).

– (1997): Crinoiden-, Ophiuren- und Asteridenhorizonte in untertithonischen Plattenkalken der Südlichen Frankenalb. – Terra Nostra, **97/6**: 115; Köln.

RÖPER, M. & ROTHGAENGER, M. (1995): Eine neue Fossillagerstätte in den ostbayerischen Oberjura-Plattenkalken bei Brunn/Oberpfalz – Erster Forschungsbericht. – Jber. Mitt. Freunde Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **23**: 32–46, 1 Abb., 4 Taf.; München. – [1995a]

– & – (1995): Grabungen in den Ostbayerischen Plattenkalken von Brunn bei Regensburg. – Fossilien, **1996**: 31–40, 10 Abb.; Korb. – [1995b]

– & – (1998): Die Plattenkalke von Hienheim (Landkreis Kelheim). Echinodermen-Biotope im südfränkischen Jura. 110 S., 154 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

Röper, M., Rothgaenger, M. & Rothgaenger, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg). 102 S., 10 Taf., 120+6 Abb.; Eichendorf b. Landau/Isar (Eichendorf Verlag).

Roniewicz, P. & Pieńkowski, G. (1977): Trace fossils from the Podhale Flysch Basin. – *In*: Crimes, T. P & Harper, J. C. (Hrsg.): Trace fossils, part 2. – Geol. J., spec. Iss., **9**: 273–288, 4 Taf., 5 Abb.; Liverpool (Seel House Press).

Savrda, C. E. & Bottjer, D. J. (1989): Trace-fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: application to Upper Cretaceous Niobrara Formation, Colorado. – Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., **74**: 49–74, 15 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.

Schlotheim, E. F. v. (1822): Nachträge zur Petrefaktenkunde. XI+100 S., 21 Taf.; Gotha (Becker'sche Buchhandlung).

Schloz, W. (1972): Zur Bildungsgeschichte der Oolithenbank (Hettangium) in Baden-Württemberg. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N. F., **67**: 101–212, 18 Taf., 40 Abb., 11 Tab.; Stuttgart.

Schmid, E. E. (1876): Der Muschelkalk des östlichen Thüringen. 20 S.; Jena (Fromann).

Schweigert, G. (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalks von 1823–1997. – Profil, **11**: 341–349, 1 Abb.; Stuttgart.

Schweigert, G. & Dietl, G. (1997): Ichnofossilien und Benthos im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Schwäbische Alb). – Terra Nostra, **97/6**: 115; Köln.

Schweizer, V. (1994), mit Beitr. von Franz, M., Müller, S. & Münzing, K.: Geol. Karte 1 : 25000 Baden-Württemberg, Erläuterungen zu Bl. 7819 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg & Stuttgart (LVA Baden-Württemberg).

Seilacher, A. (1955): Spuren und Fazies im Unterkambrium. – *In*: Schindewolf, O. H. & Seilacher, A.: Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). – Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., Abh., **10**: 11–143, 6 Taf., 6 Abb.; Mainz.

– (1977): Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. – *In*: Crimes, T. P & Harper, J. C. (Hrsg.): Trace fossils, part 2. – Geol. J., spec. Iss., **9**: 289–334, 3 Taf., 15 Abb.; Liverpool (Seel House Press).

Sellwood, B. W. (1971): A *Thalassinoides* burrow containing the Crustaceae *Glyphaea udressieri* (Meyer) from the Bathonian of Oxfordshire. – Palaeontology, **14**: 589–591, 1 Taf.; Oxford.

Sternberg, K. M. Graf v. (1833): Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, **2**/5–6, 79 S., 26 Taf.; Prag (Spurny).

Temmler, H. (1964): Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. geol. Inst. TH Stuttgart, N.F., **43**: 1–106, 24 Taf., 18 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

– (1966): Über die Nusplinger Fazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dt. geol. Ges., **116**: 891–907, 4 Abb., 5 Taf., 2 Tab.; Hannover.

Uchmann, A. (1995): Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). – Beringeria, **15**: 3–115, 16 Taf., 33 Abb.; Würzburg.

Viohl, G. (1990): Taphonomy of Fossil-Lagerstätten. Solnhofen Lithographic Limestones. – *In*: Briggs, D. E. G. & Crawther, P. R. (Hrsg.): Palaeobiology – a Synthesis. 285–289, 4 Abb.; Oxford (Blackwell).

Vyalov, O. I. (1964): Zverzdedchatye ieroglify iz Triasa severovostoka Sibiri. – Akad. Nauk. SSSR, Sibir. Otdel. Geol. Geofiz., **5**: 112–115, 3 Abb.; Novosibirsk. – [Russisch]

Wachs, H. (1930): Schwimmfährten von Plattfischen. – Natur und Museum, **60**: 459–461, 1 Abb.; Frankfurt am Main.

Walther, H. (1982): Zur Ichnologie der Oberen Hornburger Schichten des östlichen Harzvorlandes. – Freiberger Forschungshefte, C, **366**: 45–63, 5 Taf., 10 Abb.; Leipzig.

Westphal, F. (1992): Nusplingen. Entstehung einer Fossillagerstätte im Oberjura-Plattenkalk. – Kaupia, **1**: 63–70, 9 Abb.; Darmstadt.

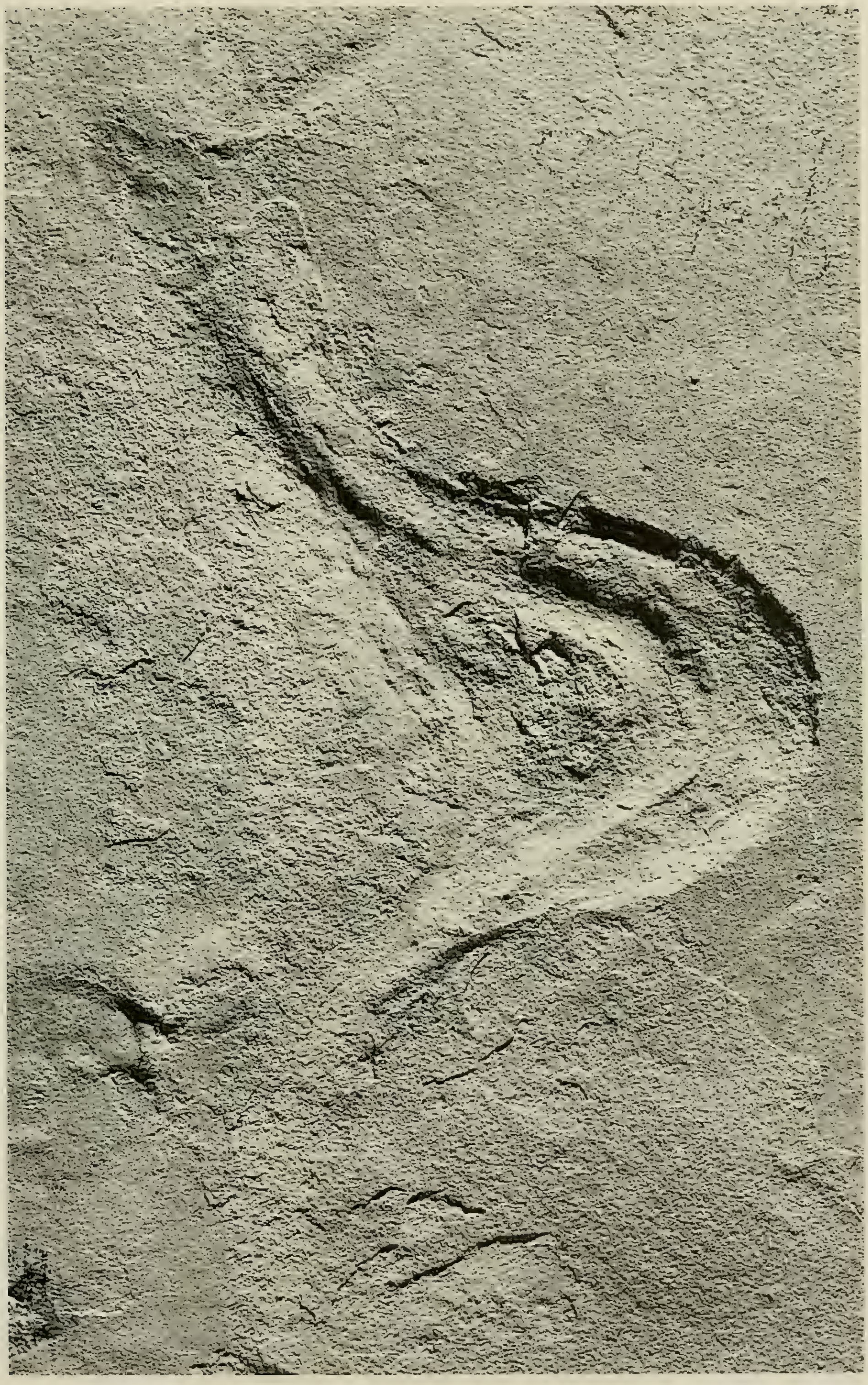
Wignall, P. B. (1991): Dysaerobic Trace Fossils and Ichnofabrics in the Upper Jurassic Kimmeridge Clay of Southern England. – Palaios, **6**: 264–270, 6 Abb.; Lawrence/Kansas.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Rhizocorallium irregulare Mayer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 0–5 cm v. o. – Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63198. – x1.

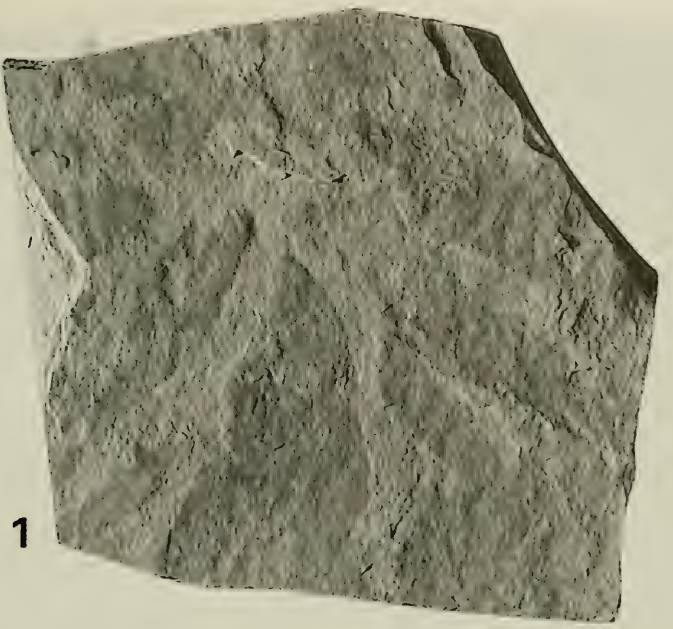


Tafel 2

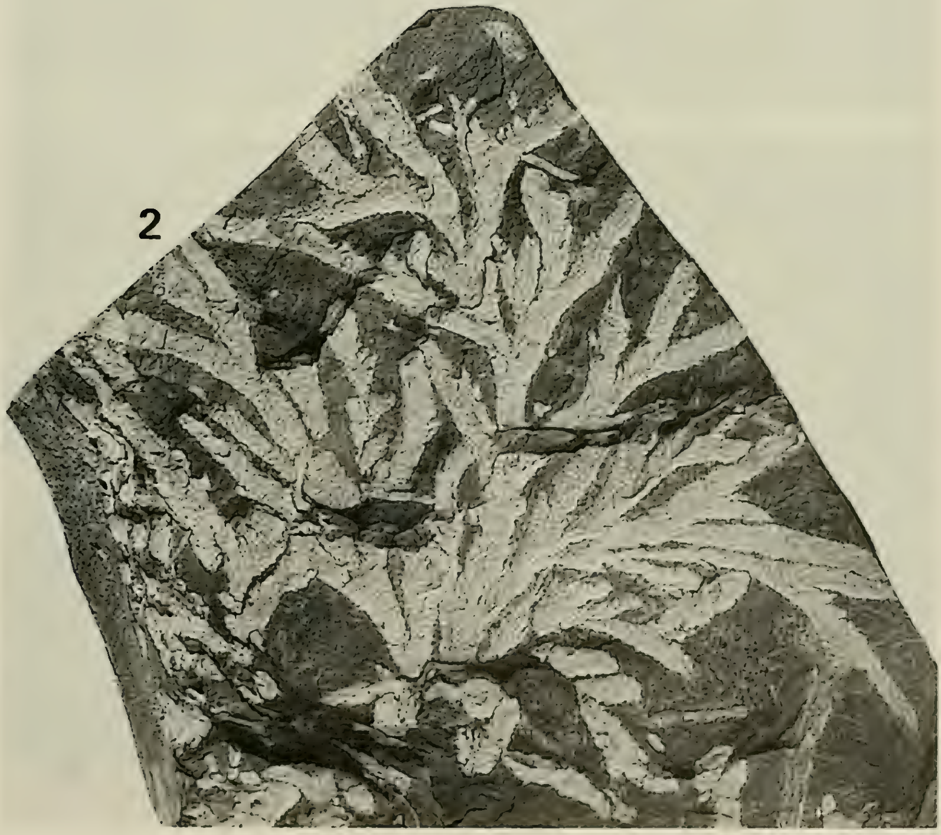
Fig. 1. *Granularia* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6. Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63201. – x1/2.

Fig. 2. *Granularia granulata* (Schlotheim), Typusart der Spurengattung *Granularia* Pomel. Posidonienschiefer, Unter-Toarcium, Vorland der mittleren Schwäbischen Alb. SMNS Inv.-Nr. 61098 (leg. H. Honegger). – x2/3.

1



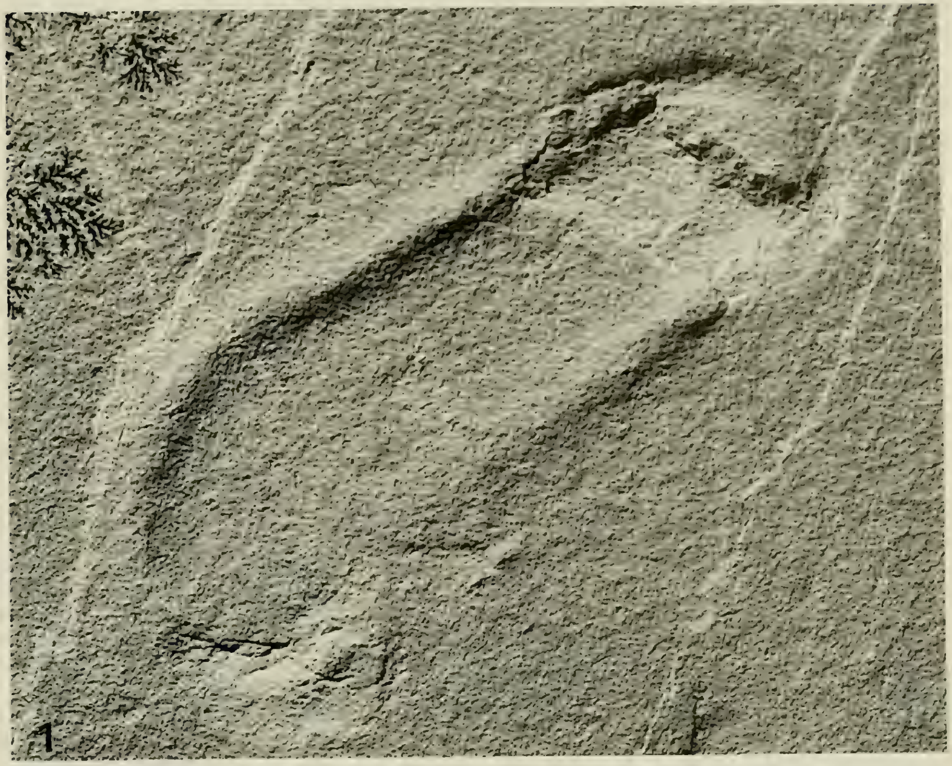
2

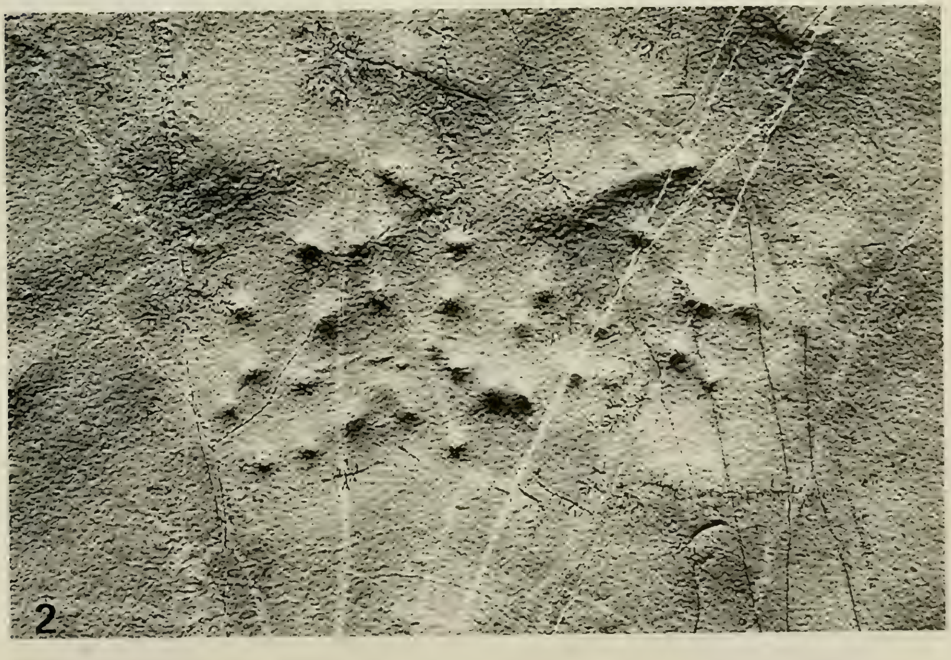


Tafel 3

Fig. 1. *Furculosus* cf. *carpathicus* Roniewicz & Pieńkowski. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 15–25 cm v. o. – Grabung Museum 1997, SMNS Inv.-Nr. 63563. – x1.

Fig. 2. *Parahaentzschelinia egesheimense* n. ichnosp., Holotypus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht DB 5, Sohlfläche. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63521. – x1/3.


1


2

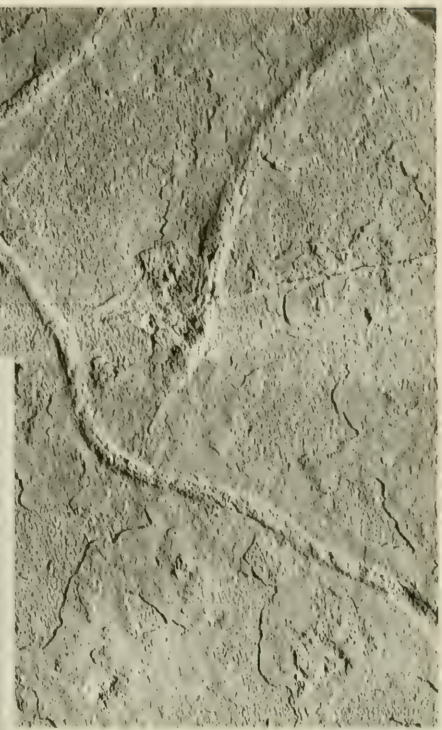
Tafel 4

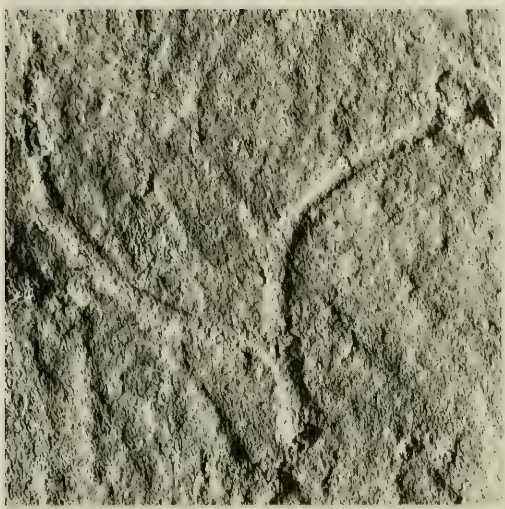
Fig. 1. *Sabularia* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63565. – x1/2.

Fig. 2. *Sabularia* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 15–25 cm v. o. – Grabung Museum 1997 (leg. R. HUGGER), SMNS Inv.-Nr. 63514. – x1.

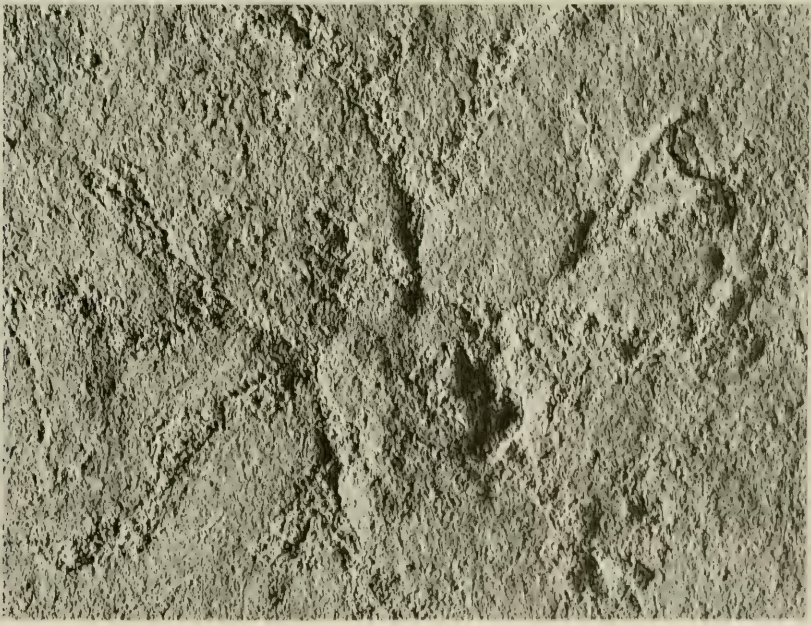
Fig. 3. *Granularia* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4, 55 cm v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63516. – x2/3.

1





2



3

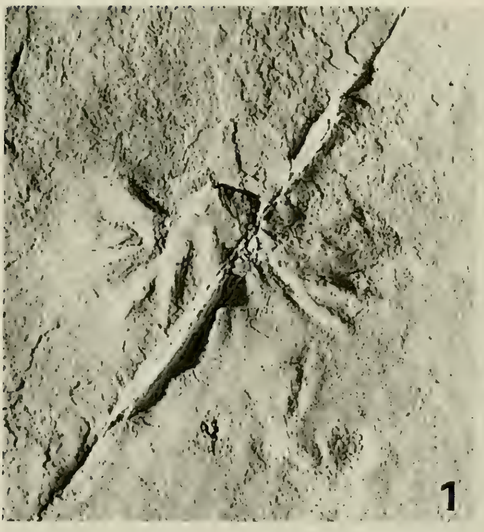
Tafel 5

Fig. 1. *Haentzschelinia temmleri* n. ichnosp., Holotypus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Egesheimer Steinbruch, vermutlich Schicht DB 5 (leg. Dietl & Urlichs 1973). SMNS Inv.-Nr. 63515. – x1.

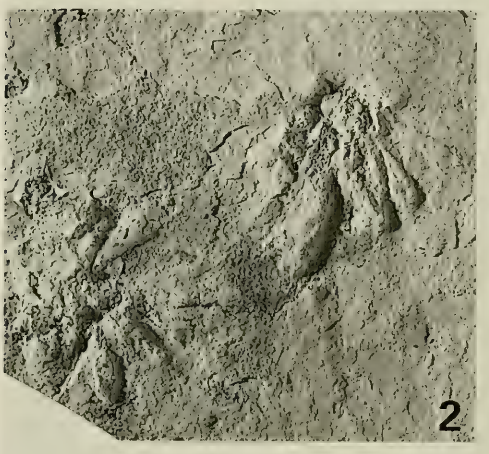
Fig. 2. *Haentzschelinia temmleri* n. ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 0–5 cm v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63512. – x1.

Fig. 3. *Phycodes* ichnosp., Schichtoberseite. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63518. – x2/3.

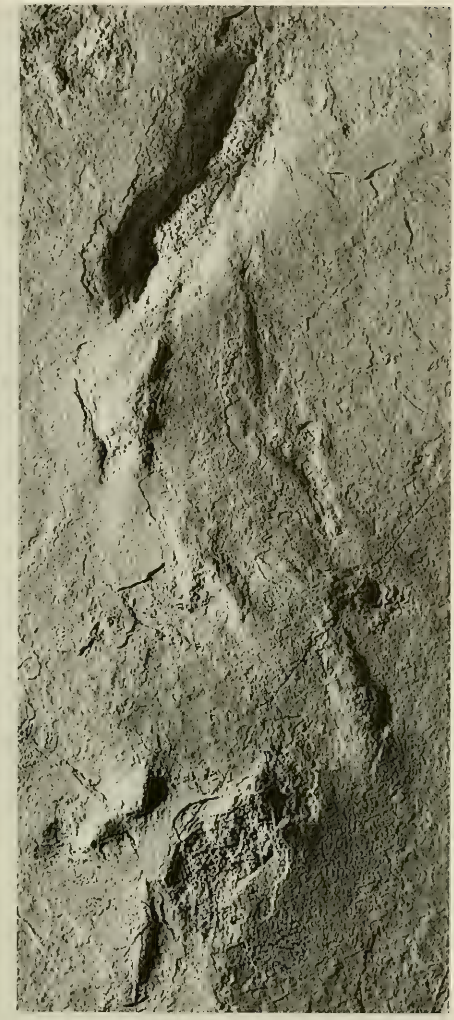
Fig. 4. *Haentzschelinia temmleri* n. ichnosp. Halbrosetten-Spur als positives Hyporelief auf einer Schichtunterfläche. Ober-Aalenium, Murchisonae-Zone, Unterer Donzdorfer Sandstein, „Teufelsloch“ bei Bad Boll. SMNS Inv.-Nr. (leg. W. Nagel). – x1.



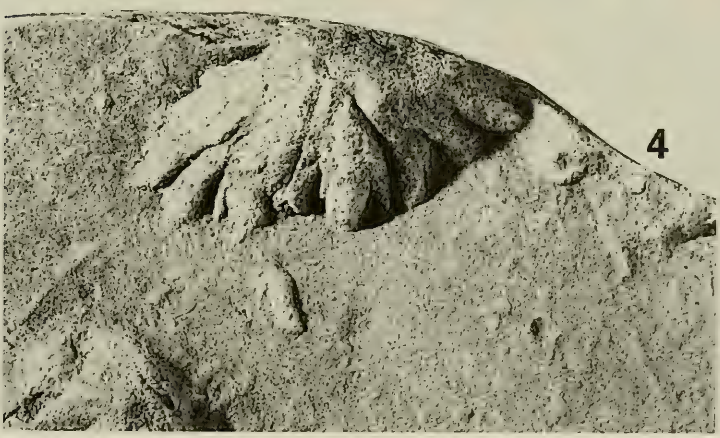
1



2



3



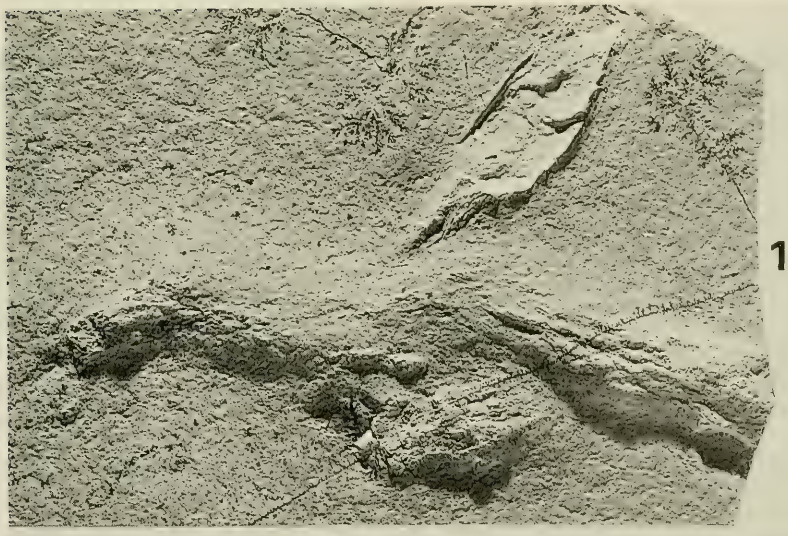
4

Tafel 6

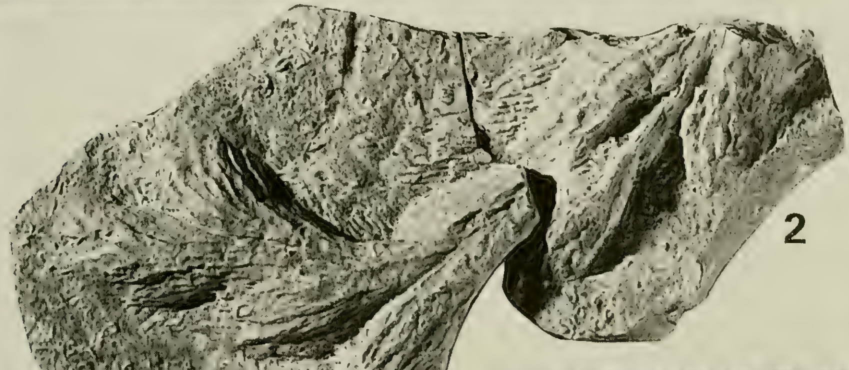
Fig. 1. *Phycodes* ichnosp., gleiches Belegstück wie Taf. 5, Fig. 3, Schichtunterseite. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63518. – x1/2.

Fig. 2. *Phycodes* aff. *curvipalmatus* Pollard. Liegende Bankkalk-Formation, Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone. „Witthoh" südlich Tuttlingen. SMNS Inv.-Nr. 63569/1 (leg. R. Dietlen). – x2/3.

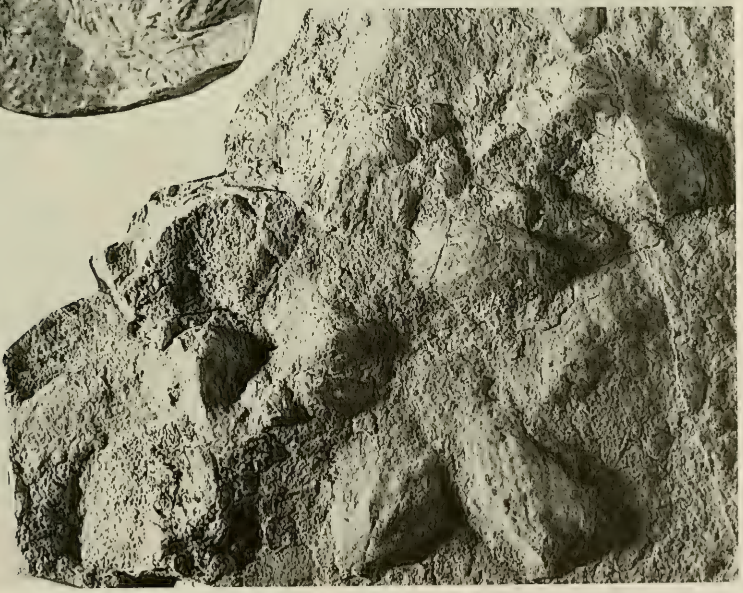
Fig. 3. *Phycodes* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63522. – x 2/3.



1



2



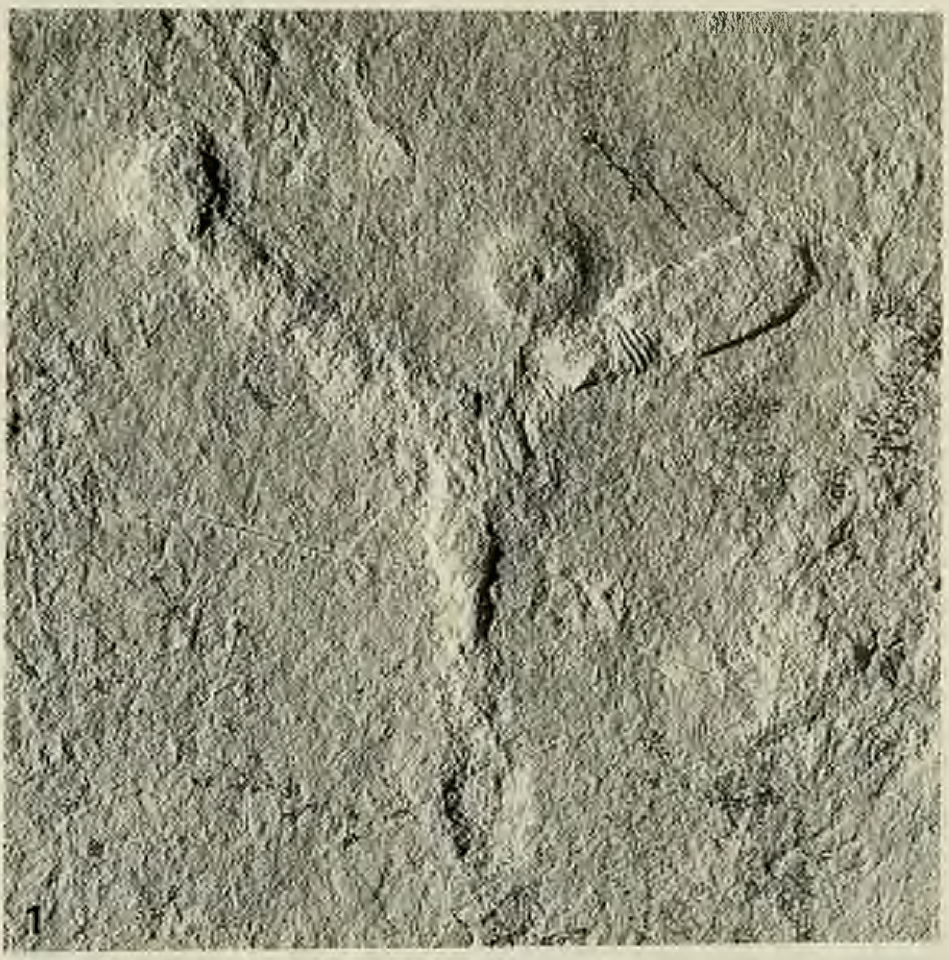
3

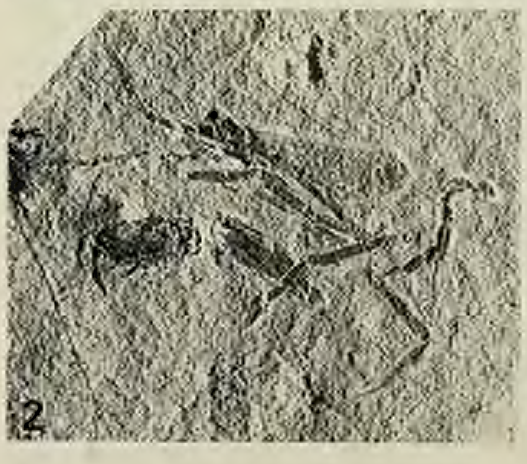
Tafel 7

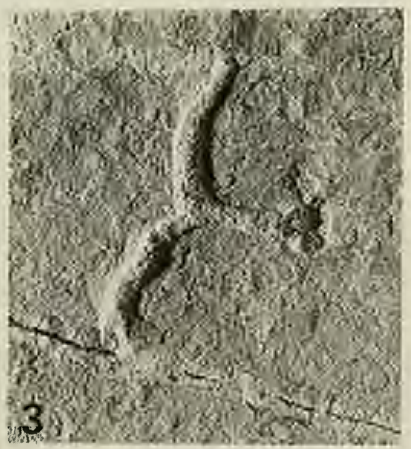
Fig. 1. *Thalassinoides suevicus* (Rieth). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 10–15 cm v. o. – Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63520. – x2/3.

Fig. 2. *Glyphaea pseudoscyllarus* (Schlotheim), Exuvie. Mutmaßlicher Erzeuger der *Thalassinoides*-Bauten. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 10–15 cm v. o. – Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63167. – x1.

Fig. 3. *Sabularia* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. – Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63513a. – x1.


1


2

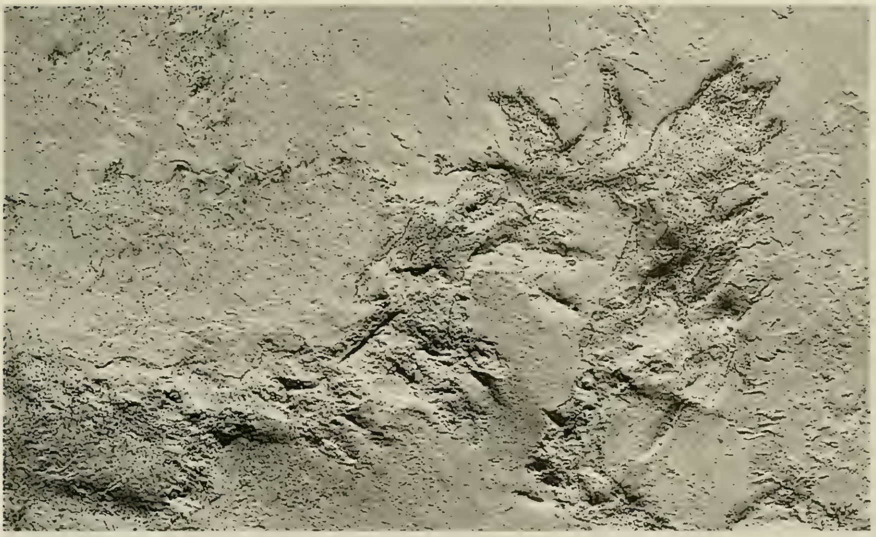

3

Tafel 8

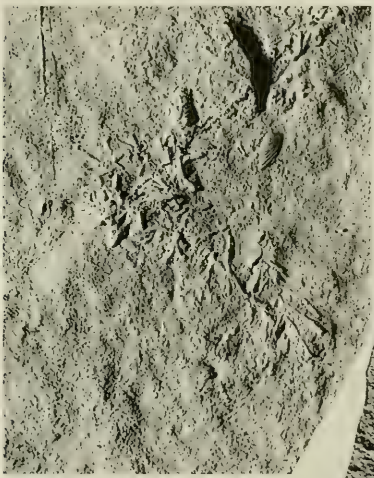
Fig. 1. ? *Cruziana* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht DB 5. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63568. – x1/2.

Fig. 2. *Chondrites ligulatus* (Kurr). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht DB 5, Sohlfläche. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63511. – x1.

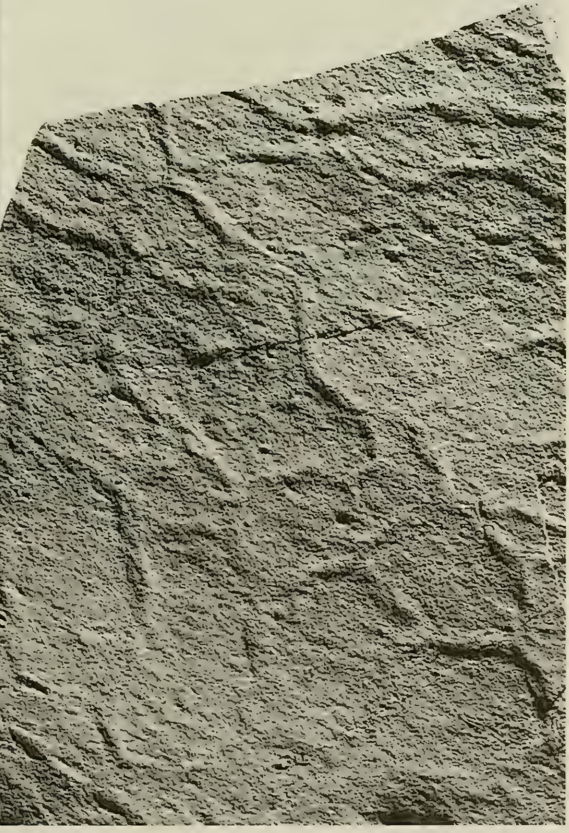
Fig. 3. *Protopaleodictyon* ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 3 Mitte. Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63517. – x1/2.



1



2



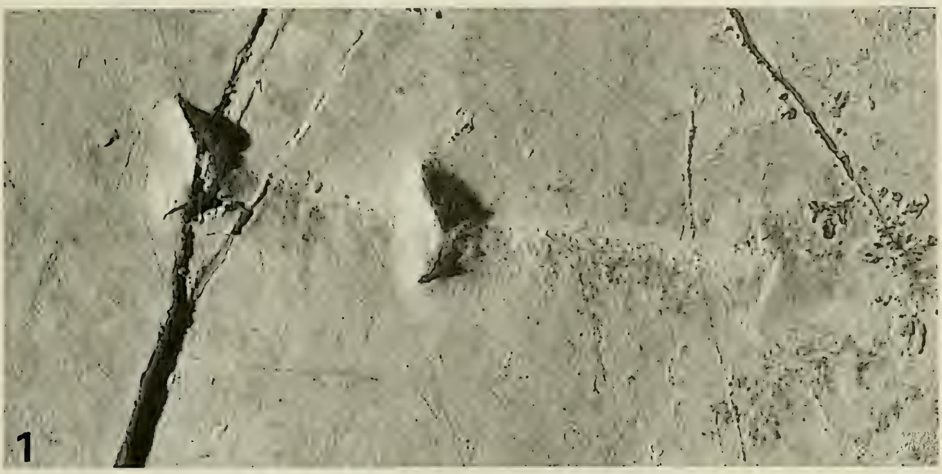
3

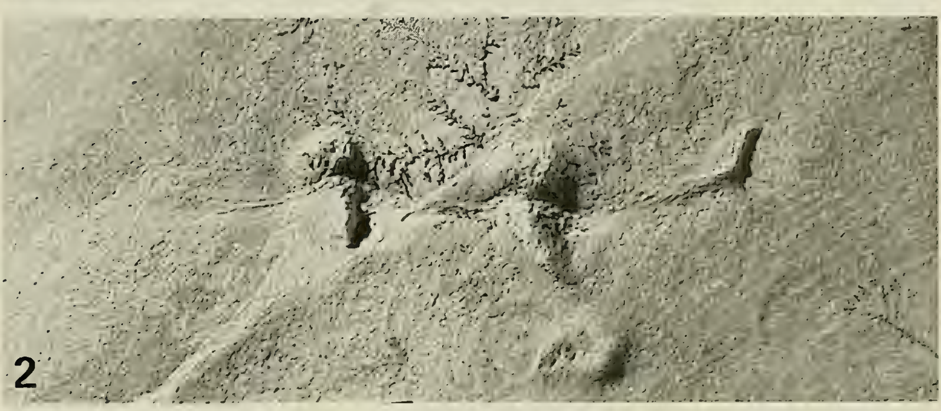
Tafel 9

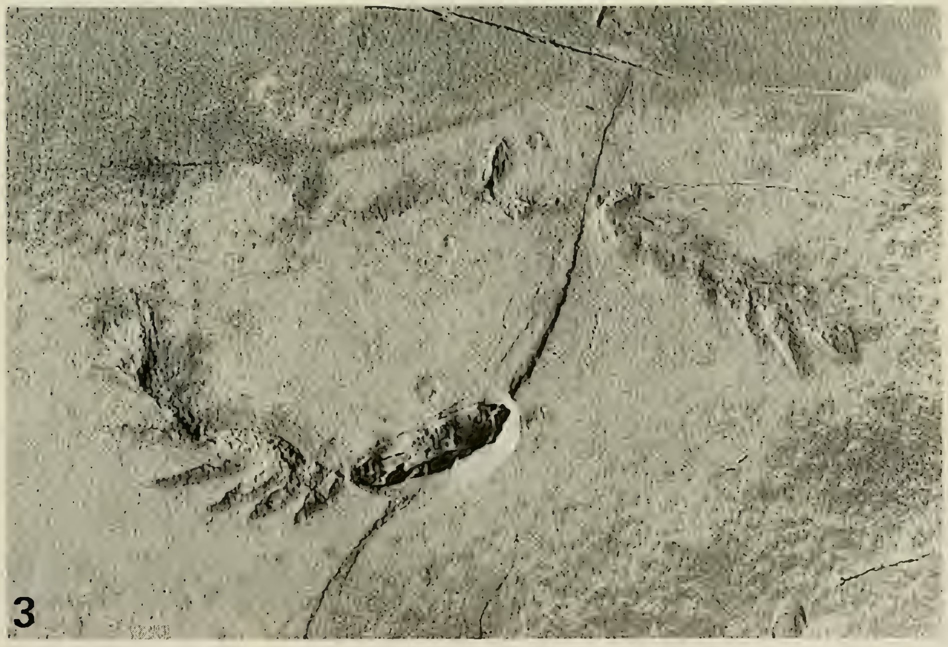
Fig. 1. *Telsonichnus speciosus* n. ichnog. n. ichnosp., Holotypus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4, 5–10 cm v. o. – Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63196. – x2/3.

Fig. 2. *Telsonichnus speciosus* n. ichnog. n. ichnosp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 5–10 cm v. o. – Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63200. – x1/2.

Fig. 3. *Telsonichnos speciosus* n. ichnog. n. ichnosp., zusammen mit dem Erzeuger *Antrimpos speciosus* am Ende der Spur. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 55–65 cm v. o. – Grabung Museum 1996 (leg. G. Schweigert, präp. M. Rieter), SMNS Inv.-Nr. 63519.-x1/3.


1

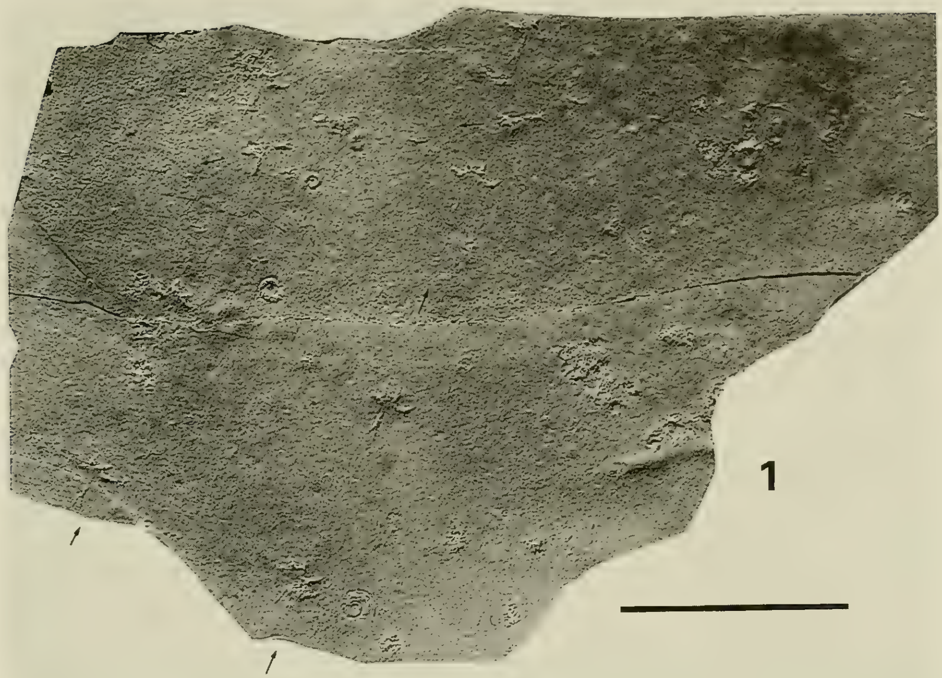

2


3

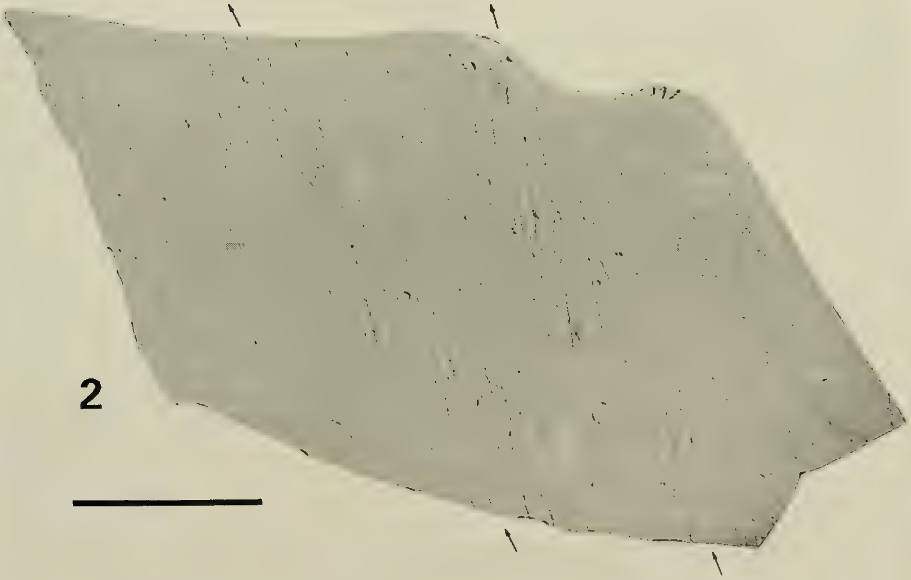
Tafel 10

Fig. 1. *Kouphichnium lithographicum* (Oppel). Pfeile: Bewegungsrichtung. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 25 cm v. o. – Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63572. – Maßstab 20 cm.

Fig. 2. *Serpentichnoides nusplingensis* n. ichnog. n. ichnosp., Holotypus (linkes Exemplar). Pfeile: relative Bewegungsrichtung. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o. – Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63570. – Maßstab 20 cm.



1



2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 263	13 pp., 5 figs.	Stuttgart, 30. 9. 1998

Dyoplax O. Fraas, a Triassic sphenosuchian from Germany

By Spencer G. Lucas, Albuquerque, Rupert Wild, Stuttgart, and Adrian P. Hunt, Tucumcari

With 5 Figures

Summary

We redescribe the holotype and only known specimen of *Dyoplax arenaceus* O. Fraas, 1867 and reinterpret its affinities to conclude it is the oldest sphenosuchian crocodylomorph. The sphenosuchian fossil record is very incomplete but indicates a pre-Carnian origination and rapid diversification during the late Carnian-Norian.

Zusammenfassung

Das nur durch den Holotypus bekannte Reptil *Dyoplax arenaceus* O. Fraas, 1867, wird neu beschrieben. Aufgrund seiner Verwandtschaftsbeziehungen wird *Dyoplax* als geologisch ältester crocodylomorpher Sphenosuchier gedeutet. Die Fossilüberlieferung der Sphenosuchier ist sehr unvollständig; sie weist jedoch auf eine prä-karnische Entstehung und eine rasche Diversifizierung der Sphenosuchier im oberen Karn bis Nor hin.

Contents

1. Introduction 2
2. Locality and Stratigraphical Context 2
3. Description 3
4. Affinities of *Dyoplax* – Previous Ideas 6
5. *Dyoplax* not an Aetosaur 6
6. *Dyoplax* as a Sphenosuchian 7
7. Sphenosuchian Distribution and Evolution 7
8. Acknowledgements 11
9. References 11

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

1. Introduction

In 1867, O. FRAAS described a new Keuper fossil reptile, *Dyoplax arenaceus,* based on the natural cast of most of a skeleton found in Stuttgart-Feuerbach, Germany. FRAAS clearly was puzzled by the affinities of *Dyoplax*, stating that it has the head of a lizard and the armor of a gavial. Since FRAAS, *Dyoplax* has either been assigned to the Aetosauria or to the Crocodylomorpha, usually as a protosuchian. Here, we redescribe the holotype and only known specimen of *Dyoplax* and reinterpret its affinities to conclude it is the oldest sphenosuchian crocodylomorph.

2. Locality and Stratigraphical Context

The type locality of *Dyoplax arenaceus* was the "LEINS quarry" in the Schilfsandstein of Stuttgart-Feuerbach. The quarry was named after its owners, the LEINS family of Stuttgart. Using the town archives of Stuttgart and old topographic and geological maps, we could not exactly locate this quarry in the former quarry area of the Feuerbacher Heide. However, O. FRAAS (1867: 108–109) notes that the 'Leins quarry' was located "... hart vor den Thoren Stuttgarts am Fuss des Sonnenbergs...."

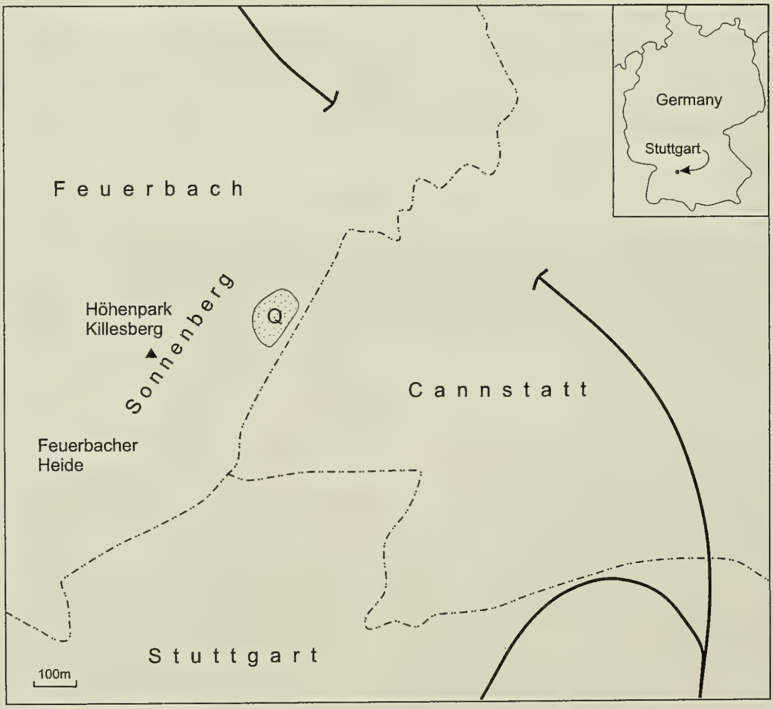


Fig. 1. Topographic map of Stuttgart-Northeast with the railway line Stuttgart-Feuerbach and the district borders of the formerly independent communities Feuerbach and Cannstatt (dash-point-dash). East of Sonnenberg, the Schilfsandstein quarry area (Q), from which the holotype of *Dyoplax arenaceus* came, is indicated.

This means the quarry was located in the area of the community of Feuerbach, which was not integrated into today's Stuttgart, the capital of the Land Baden-Württemberg. On the topographic map at a scale of 1:25000 (in Württembergian feet), Stuttgart und Umgebung, 1877, three quarries are mapped which lie close together near the district border of Feuerbach, Stuttgart and Cannstatt. One of these three quarries must have been the "LEINS quarry". This area now belongs to the "Höhenpark Killesberg", a park ground with botanical garden, tree-covered meadows, old, partly overgrown quarry walls and small lakes that indicate the former Schilfsandstein quarrying area. Its coordinates are approximately: R = 3512675 to 3512750 and H = 5407625 to 5407750, referring to topographic sheet Nr. 7121 Stuttgart-Nordost 1985 (scale 1:25000) (Fig. 1).

O. FRAAS (1867: 109) reported that the holotype of *Dyoplax* was found in the upper (about 3-m-thick), red-coloured, platy sequence of the Schilfsandstein, which was quarried to produce building stone for walls. Indeed, the holotype of *D. arenaceus*, SMNS 4760, is a natural cast in grayish red, micaceous sandstone (Fig. 2). The lower two-thirds of the 9-m-thick Schilfsandstein in the area of the Feuerbacher Heide, still exposed by the quarry walls in the "Höhenpark Killesberg", consist mainly of green, thick-bedded sandstone. It is the fine-grained, and often crossbedded sandstone which was quarried to obtain large blocks used for private and state buildings in Stuttgart until the beginning of this century. It was formerly called the "Bausandstein" of Stuttgart.

3. Description

The holotype of *Dyoplax arenaceus,* SMNS 4760, is the sandstone cast of the dorsal surface of a nearly complete axial skeleton missing the tip of the tail, and lacking most of the limb bones (Figs. 2–3). O. FRAAS (1867: 110–112, pl. 1) described and illustrated this specimen. We reproduce O. FRAAS' (1867: pl. 1) illustration here as Figure 3; note that his lithograph is a mirror image of the specimen. The holotype of *D. arenaceus* preserves no bone, but it is a remarkably detailed cast that provides significant anatomical information.

Total length (tip of snout to last preserved caudal scute) is 530 mm. Skull length is 80 mm. The skull is long and narrow; the rostrum represents more than 50 % of skull length. This long, narrow rostrum terminates in a blunt, rounded, narrow anterior edge. The small external naris is nearly round and at the anterior tip of the rostrum. The rostrum has a distinctly flattened dorsal surface with two lateral faces that are

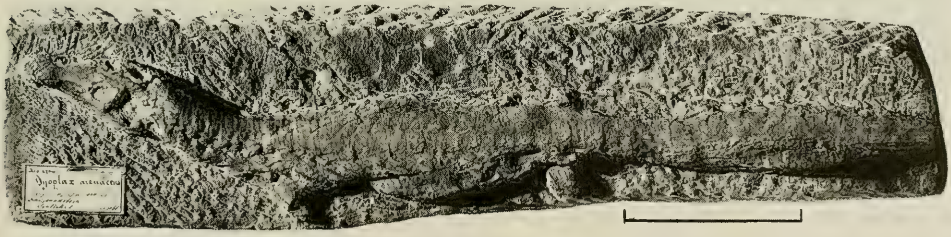


Fig. 2. The holotype of *Dyoplax arenaceus* FRAAS, SMNS 4760; bar scale = 100 mm.

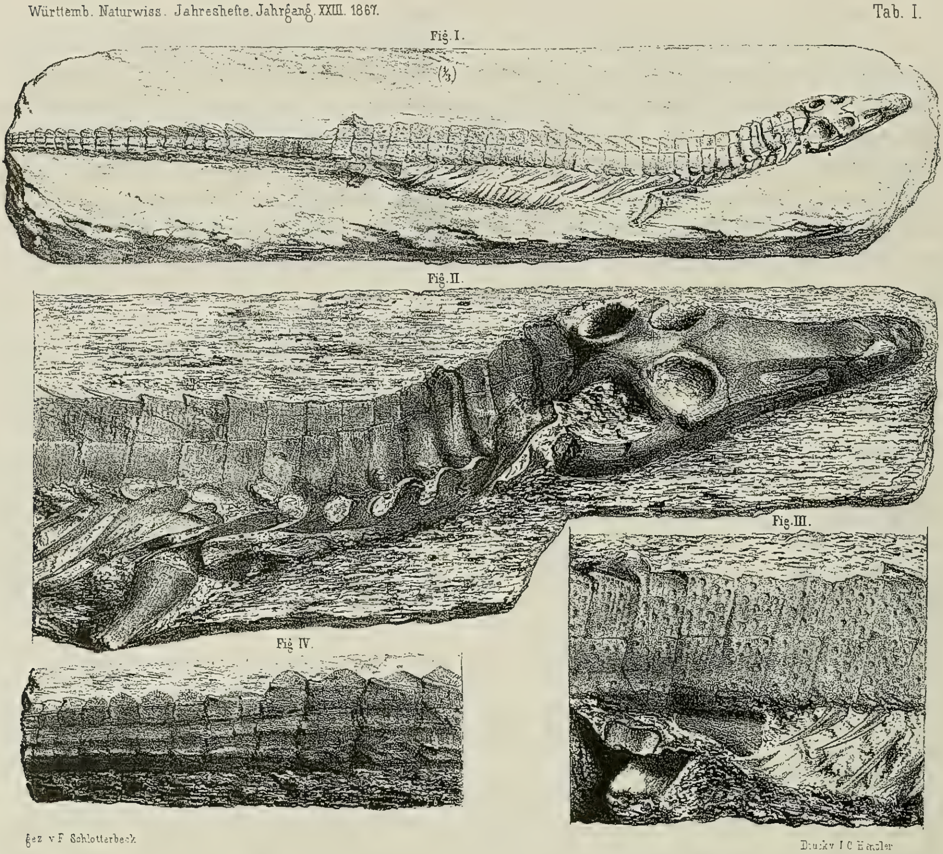

Württemb. Naturwiss. Jahreshefte. Jahrgang. XXIII. 1867.
Tab. I.
Fig. I.
(1/3)
Fig. II.
Fig. III.
Fig IV.
gez v F Schlotterbeck
Druck v I C Emsler

Fig. 3. Original lithographic illustration of the holotype of *Dyoplax arenaceus,* from O. FRAAS (1867: pl. 1). Fig. I shows the dorsal aspect of the entire specimen, Fig. II is a closer view of the dorsal aspect of the anterior portion of the specimen, Fig. III is a close-up of a portion of the dorsal armor and Fig. IV is a close-up of part of the caudal armor. Note that because of the printing process these are mirror images of the specimen.

angled slightly ventrally and laterally away from this surface. These lateral surfaces bear long, nearly rectangular antorbital fenestrae set in longer, more shallow depressions.

The nasals cover the dorsal aspect of the rostrum and extend at least as far foreward as the external nares, though their anterior tip apparently is broken. Posteriorly, these long, narrow bones come to a triangular posterior edge that projects backward into the frontal. The frontal extends backward to form a small part of the medial rim of the orbit and a larger part of the antero-medial margin of the supratemporal fenestra.

The prefrontal, visible on the antero-medial edge of the left orbit dorsal margin, excludes the nasal and maxillary from contacting the orbit. Its suture with the lachrymal is not clear, but both(?) bones separate the orbit and antorbital fenestra. The jugal forms a prominent convex bone that sweeps under the orbit back to posterior

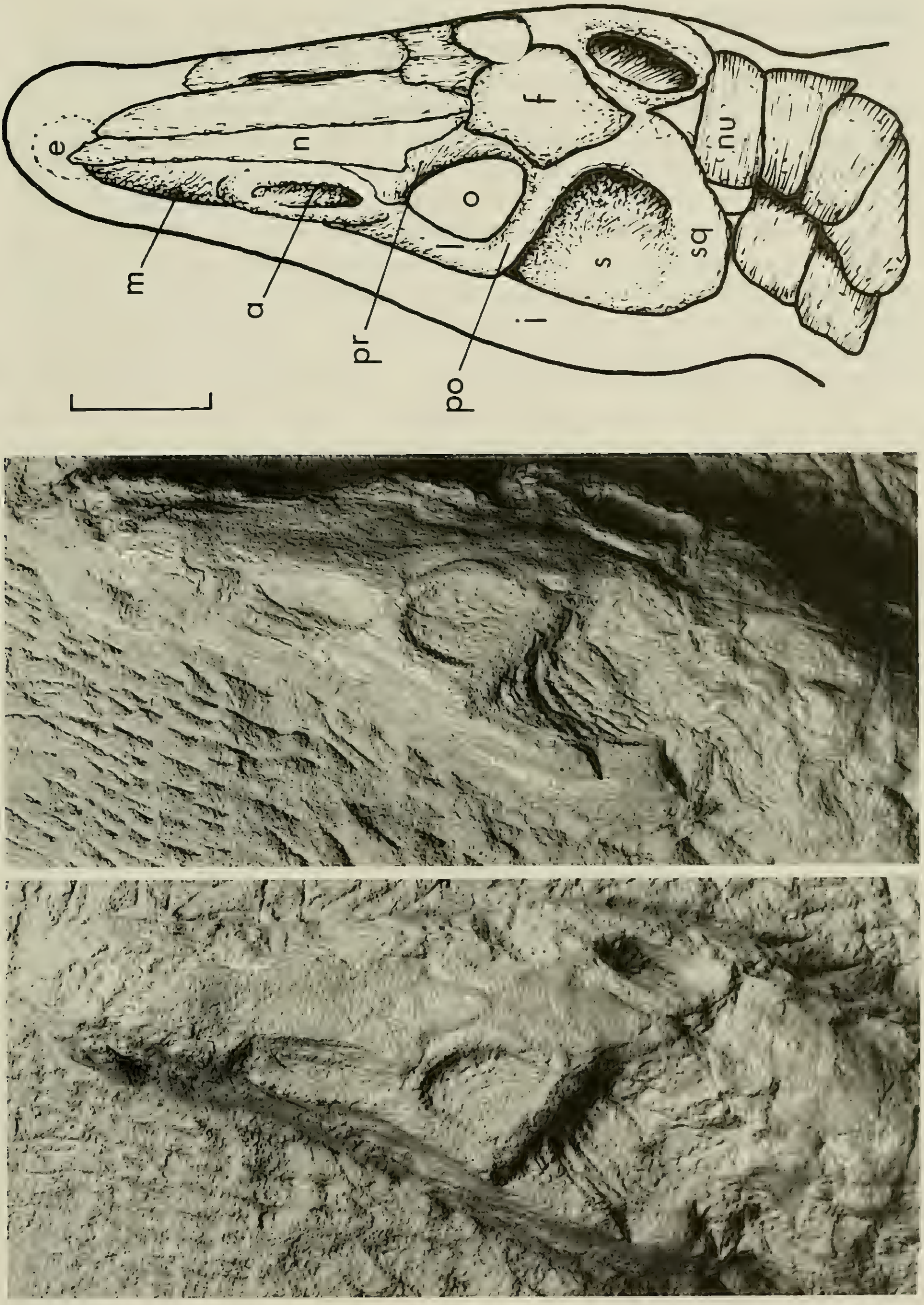


Fig. 4. Stereophotograph and drawing of skull of *Dyoplax arenaceus*. Abbreviations are: a = antorbital fenestra, e = external nares, f = frontal, j = jugal, l = lachrymal, m = maxillary, n = nasal, nu = nuchal scute, o = orbit, po = postorbital, pr = prefrontal, s = supratemporal fenestra, sq = squamosal. Bar scale = 25 mm.

to the supratemporal fenestra. Details of the back of the skull roof are obscured by crushing, a lack of preservation and overlap of the anterior dorsal (nuchal) scutes on to that part of the skull.

The body is long, narrow and of essentially unvaried width from the back of the skull to the hindlimbs. The dorsal surface of the back is covered by two parallel rows of osteoscutes. There are 28 such rows between the back of the skull and the hindlimbs. At least 23 osteoscute rows covered the tail, which is incomplete.

The dorsal osteoscutes are square to slightly rectangular (the long axis is mediolateral) and sutured to each other along the midline. Regular to irregular, shallow round pits cover their dorsal surfaces, and they overlap each other anteroposteriorly. The postero-lateral edge of each osteoscute is produced into a short, angular, projecting process.

The proximal part of the left forelimb is preserved, including the proximal end of the humerus. This is a conical bone fragment that tapers rapidly distally. It has a rounded proximal end and a flat proximal articular surface. The positions of both hind limbs are recorded by rock infilling – probably of the tissues surrounding the proximal ends of the femora.

The left side of the body wall protrudes laterally. Double-headed cervical ribs and longer dorsal ribs, as well as some gastralia, are visible on the left side of the body wall.

4. Affinities of *Dyoplax* – Previous Ideas

Zittel (1890) and Huene (1902) assigned *Dyoplax* to the Pseudosuchia, including it in the "Aetosauridae". McGregor (1906) also listed *Dyoplax* as an aetosaur. Romer (1945: 597) assigned *Dyoplax* to the "Aëtosauridae", but subsequently listed it as Notochampsidae? (=Protosuchidae) (Romer, 1956: 560) and as Erpetosuchidae? (Romer, 1966: 368; also see Carroll, 1988: 619). Benton (1994: 393) identified *Dyoplax* as possibly the oldest member of the Protosuchidae, following a suggestion by Walker (1968).

5. *Dyoplax* not an Aetosaur

Parrish (1994: 206; also see Heckert et al., 1997) distinguished a monophyletic Aetosauria based on the following synapomorphies: (1) edentulous anterior portion of premaxilla consisting of an anteroventrally projecting, mediolaterally expanded "shovel" with an "upturned", anteriorly flattened dentary that lacks teeth anteriorly; (2) teeth that are reduced in size and nearly conical; (3) a complete dorsal and ventral carapace; (4) paramedian scutes that are markedly wider than long, sculptured and lack anterior or posterior projections; and (5) limb bones that are disproportionately robust with "hypertrophied trochanters" on the humerus, femur, tibia and fibula.

Dyoplax appears to lack an upturned, shovel-like dentary that is medio-laterally expanded, though it could be argued that this feature simply is not completely preserved by SMNS 4760. No teeth can be seen on the holotype of *D. arenaceus,* so the second synapomorphy of the Aetosauria cannot be evaluated. *D. arenaceus* only has paired dorsal, median scutes, no lateral scutes, so it lacks a complete dorsal carapace. No evidence of a ventral carapace can be seen in the abdominal region where it is possible to observe part of the ventrum of *D. arenaceus.* Furthermore, the dorsomedian scutes of *D. arenaceus* have postero-lateral projections. The preserved impressions of the proximal ends of the humerus and femur of *D. arenaceus* are not robust and lack hypertrophied trochanters. They are very different from the humeri and femora of aetosaurs (compare LONG & MURRY, 1995: figs. 62c–f, 63b–d, 67a–c,81, 83, 89c, 90, 93, 94a–d, 105c–e, 110). Thus, in four of five observable characters, *D. arenaceus* lacks synapomorphies of the Aetosauria.

The question remains whether *D. arenaceus* is the sister taxon of the Aetosauria *sensu* PARRISH, or whether the Aetosauria could be expanded to include *Dyoplax.* We argue against these possibilities simply by demonstrating that *Dyoplax* is a sphenosuchian crocodylomorph and therefore well removed phylogenetically from the Aetosauria.

6. *Dyoplax* as a Sphenosuchian

We rely here on cladistic definitions of the Crocodylomorpha and Sphenosuchia recently published by SERENO & WILD (1992; also see BENTON & CLARK 1988). They listed six synapomorphies of the Crocodylomorpha: (1) nasal excluded from margin of antorbital fossa; (2) postfrontal absent; (3) jugal excluded from margin of antorbital fossa and fenestra; (4) anterior process of squamosal transversely broad; (5) squamosal and paroccipital process form tongue-and-groove articulation; and (6) ulnare and radiale with elongate shafts. Our interpretation of the skull of *D. arenaceus* (Fig. 4) indicates the nasal and jugal are excluded from the margin of the antorbital fossa, the postfrontal is absent, and the anterior process of the squamosal is broad transversely. The articulation of the squamosals and paroccipital processes cannot be observed, and the ulnare and radiale are not preserved. However, those characters that can be observed indicate *Dyoplax* is a crocodylomorph.

D. arenaceus has a prefrontal with a posterior process deflected under the frontal, an arcuate squamosal in dorsal view, and a squamosal margin of the supratemporal fossa that is bounded in part by a rim, three of the four synapomorphies of the Sphenosuchia listed by SERENO & WILD (1992). The fourth character – forked posterior process of squamosal – cannot be observed. Assignment of *Dyoplax* to the Sphenosuchia thus seems certain.

7. Sphenosuchian Distribution and Evolution

Assignment of *Dyoplax* to the Sphenosuchia extends the temporal range of the Sphenosuchia back to the early Carnian (Julian). Previously, the oldest known sphenosuchians were late Carnian (Fig. 5). At present, sphenosuchian distribution can be grouped into six temporal intervals:

1. *Dyoplax* is from the Schilfsandstein of Germany. *Metoposaurus diagnosticus* is also known from the Schilfsandstein/Lehrbergschichten, as is a trematosaur and a phytosaur (e.g., BENTON 1986; HUNT 1993). Non-German *Metoposaurus* records are generally regarded as late Carnian (HUNT 1993), but trematosaurs are otherwise

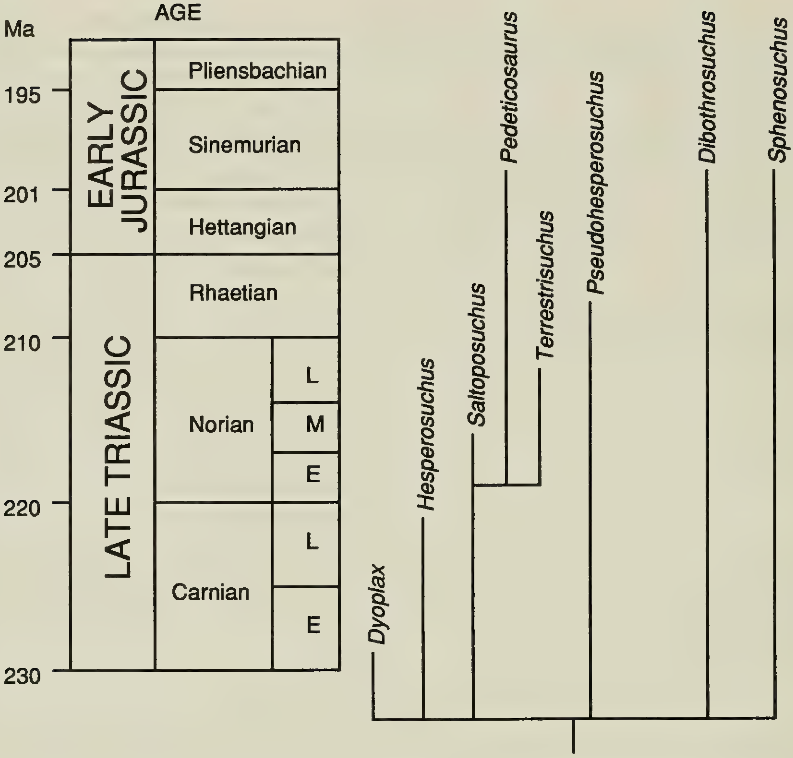


Fig. 5. Temporal distribution of sphenosuchians with the phylogenetic hypothesis of Sereno & Wild (1992) slightly modified to accomodate *Dyoplax* and *Hesperosuchus*. See text for discussion.

known from Lower-Middle Triassic strata across Pangea. We resolve the discrepancy by correlating the Schilfsandstein as early Carnian (Julian), which is also the correlation advocated by palynologists and sequence stratigraphers (e.g., Mader 1990; Aigner & Bachmann 1992).

2. Long & Murry (1995; also see Parrish 1991) tentatively assigned *Hesperosuchus* from the upper Carnian – lower Norian (Adamanian-Revueltian) and *Parrishia* from the upper Carnian (Adamanian) interval of the Chinle Group in the western United States to the Sphenosuchia. The ages of these records are well-established (e.g. Lucas et al. 1997; Lucas & Huber 1998), but the sphenosuchian affinities of *Parrishia* are uncertain, so it is not shown on Figure 5.

3. *Saltoposuchus* is from the Middle Stubensandstein of Germany (Huene 1921). The Carnian-Norian boundary has been placed at the base of the Stubensandstein, largely based on palynostratigraphy. Indeed, a significant reorganization of the tetrapod fauna occurs at this contact, with the best known and most diverse Keuper assemblage being that of the Lower Stubensandstein. This assemblage includes the temnospondyl *Cyclotosaurus*, the earliest turtle (*Proterochersis*), *Pseudopalatus*-grade phytosaurs (*Nicrosaurus*), the aetosaurs *Aetosaurus* and *Paratypothorax*, rauisuchians (*Teratosaurus*) and the oldest European dinosaurs, and the prosauropods *Sellosaurus* and *Thecodontosaurus* (see Benton 1993 for bibliography). The phyto-

saurs, aetosaurs, and rauisuchians provide a strong basis for a Stubensandstein-Revueltian correlation (LUCAS & HUNT 1993; HUNT 1993).

The younger, Middle and Upper Stubensandstein produce a similar, but less diverse assemblage, so we also correlate them to the Revueltian. Palynostratigraphy, vertebrate biostratigraphy, and sequence stratigraphy suggest the Stubensandstein is of early to middle Norian age (BRENNER 1973; BRENNER & VILLINGER 1981; VISSCHER & BRUGMAN 1981; WILD 1989; BENTON 1986, 1993; AIGNER & BACHMANN 1992; KOZUR 1993; LUCAS & HUBER 1994). The most precise correlation available suggests the Lower Stubensandstein is early Norian, whereas the Middle Stubensandstein is middle Norian (e.g., BENTON 1993).

4. *Terrestrisuchus* is from fissure fill deposits in Wales (CRUSH 1984). The fissure-fill assemblages occur in paleokarst features developed in Carboniferous limestones at a number of quarries in the Bristol Channel region. Two broad groups of assemblages can be distinguished, of Norian-Rhaetian and of Sinemurian-Pliensbachian age (e.g., BENTON 1986; FRASER 1994; EVANS & KERMACK 1994; STORRS 1994; BENTON & SPENCER 1995). The Late Triassic fissure fill assemblages include procolophonids (?*Tricuspisaurus*), isolated teeth of phytosaurs, a possible, undescribed aetosaur (based on one scute), the prosauropods *Thecodontosaurus* and *Camelotia*, indeterminate theropods (includes possible *Syntarsus*) and pterosaurs, one or more sphenosuchians including *Terrestrisuchus* and two enigmatic archosaurs (termed "suchian *A*" and "*B*" by FRASER 1994). The sphenodontids, which numerically dominate the Triassic assemblages, are represented by numerous species of *Clevosaurus, Sigmala, Planocephalosaurus,* and *Diphydontosaurus*. The diapsid glider *Kuehneosaurus* and several taxa of mammals are also present, including *Kuehneotherium, Haramiyia*, and *Morganucodon* (FRASER 1994; BENTON & SPENCER 1995).

The precise ages of all the Triassic fissure fill assemblages have not been adequately defined. Detailed study of the Cromhall Quarry by WALKDEN and FRASER (1993) and FRASER (1994) determined a temporal sequence of the various fill-deposits, and based on the similarity of fossil content of immediately overlying marls with basal Penarth Group assemblages, they considered most of the fissures to predate the Westbury Formation. However, a maximum age-constraint is lacking, and assertions have been made that certain fissures are as old as Carnian, based on SIMMS & RUFFELLS (1989, 1990) concept of a Laurasian "middle Carnian pluvial episode".

BENTON (1991) and BENTON & SPENCER (1995) thought the collective Triassic fissure-fill fauna at least superficially resembles that of the Lower and Middle Stubensandstein and Elgin faunas. The only potential independent age control is provided by the palynomorphs (MARSHALL & WHITESIDE 1980), which were thought to be indicative of the "early" or "late Sevatian". However, we believe such refined biostratigraphy is well beyond the resolving power of palynomorphs in delimiting intervals of Late Triassic time, so we regard the microflora to indicate a Norian (undivided) age. Furthermore, the chronostratigraphic ordering of the fill sequences shown most recently by FRASER (1994) suggests that the development and infilling of paleokarst features at the Cromhall quarry was an ongoing process for 20–30 million years, depending on which Triassic numerical time scale is used. We doubt that active karst solution and sediment-infilling would actively persist for such an extended length of time, and furthermore believe sediment filling of the fissures that contain Triassic age faunas in the southwest UK are contemporaneous with deposition of the upper Mercia Mudstone Group. Therefore, we believe that the Triassic fissure fill sediments were deposited either during the marine transgression recorded by the uppermost Blue Anchor Formation (WARRINGTON et al. 1980) or are homotaxial with the basal Penarth Group (Westbury Formation). Their age thus ranges from late Norian to Rhaetian, and we tentatively assign *Terrestrisuchus* a late Norian age.

5. *Pseudohesperosuchus* is from the Los Colorados Formation in Argentina (BONAPARTE 1978). The Los Colorados Formation is siliciclastic red beds approximately 800 m thick. Near its base, a single tetrapod fossil – a dicynodont skull, the holotype of *Jachaleria colorata* BONAPARTE 1970 – was collected. The remainder of the tetrapod fossils from the Los Colorados Formation are from its middle and upper parts but have not been stratigraphically organized. The assemblage includes the turtle *Palaeochersis talampayensis*, the ornithosuchid *Riojasuchus tenuisceps*, the aetosaur *Neoaetosauroides engaeus*, the sphenosuchid *Pseudhesperosuchus jachaleri*, the protosuchid *Hemiprotosuchus leali*, the prosauropod dinosaurs *Riojasaurus incertus* and *Coloradisaurus brevis*, a theropod dinosaur and the tritheledontid cynodont *Chaliminia musteloides* (e.g. BONAPARTE 1970, 1971, 1978, 1980; LUCAS & HUNT 1994; ROUGIER et al. 1995). This assemblage clearly is of Late Triassic age and must be post-late Carnian, which is the age of the Ischigualasto Formation below the Los Colorados. However, the endemism of the Los Colorados vertebrate assemblage makes it difficult to correlate precisely. We tentatively consider it late Norian/Rhaetian based on prosauropod abundance, though admittedly this provides a weak basis for correlation.

6. Early Jurassic sphenosuchians are *Dibothrosuchus* from the Lufeng Formation in Yunnan, China, *Sphenosuchus* from the upper Elliot Formation in South Africa and *Pedeticosaurus* from the lower Clarens Formation in South Africa (e.g., VAN HOEPEN 1915; KITCHING & RAATH 1984; WALKER 1990; WU & CHATTERJEE 1993). The Early Jurassic (Sinemurian) age of the Lufeng vertebrates is well established (e.g., LUCAS 1996).

The Middle and Upper Elliott Formation contains a diverse tetrapod assemblage that KITCHING & RAATH (1984) defined as the "*Massospondylus* range zone". The combined assemblage is dominated by the tritylodontid *Tritylodon*, which occurs with rare brachyopid? amphibian remains, a proganochelyid turtle, sphenosuchian archosaurs (*Sphenosuchus* and "pedeticosaurids"), a variety of dinosaurs (the prosauropod *Massospondylus*, a coelurosaur referred to cf. *Syntarsus*, and several ornithischians), other cynodonts including *Pachygenelus* and *Tritheledon*, and the mammal *Erythrotherium* (KITCHING & RAATH 1984). The *Tritylodon* acme zone is interpreted as a reworked paleosol (SMITH & KITCHING 1996), and is widely, and we believe correctly assigned an Early Jurassic age. The age of the *Massospondylus* range zone is unclear and we conservatively assign it an Early Jurassic age, possibly Sinemurian (Fig. 5). The overlying Clarens Formation contains a limited fauna that mostly includes taxa of ornithischian dinosaurs and cynodonts common to the underlying Upper Elliott assemblage (KITCHING & RAATH 1984) and also is of Early Jurassic age, possibly Sinemurian.

We have plotted the phylogenetic hypothesis of sphenosuchian relationships of SERENO & WILD (1992) against the revised ages of sphenosuchians reviewed here (Fig. 5). *Dyoplax* and *Hesperosuchus* are added to this phylogenetic hypothesis as part of its basal multichotomy; both taxa are not well enough known to be placed elsewhere. This analysis suggests a pre-Carnian origin of sphenosuchians and a rapid, largely undiscovered late Carnian-Norian diversification of the group.

8. Acknowledgements

We thank Dr. R. Müller, Stadtarchiv Stuttgart, and Dr. J. Hagel, Nürtingen, for their investigations into the type locality of *Dyoplax arenaceus* in the quarry area of Stuttgart-Feuerbacher Heide. We also thank Prof. Dr. K. D. Adam and in particular Dr. M. Warth for helpful comments on the origin of the *Dyoplax* specimen and access to old topographic and geological maps of Stuttgart and vicinity. The photographs were taken by H. Lumpe, formerly photographer of SMNS, and J. Estep. M. Sundstrom drew Figure 4.

9. References

Aigner, T. & Bachmann, G. H. (1992): Sequence stratigraphic framework of the German Triassic. – Sediment. Geol., **80**: 115–135; Amsterdam.

Benton, M. J. (1986): The Late Triassic tetrapod extinction events. – *In:* Padian, K. (ed.): The Beginning of the Age of Dinosaurs: 303–320; Cambridge, Mass. (Cambridge University Press).

– (1991): What really happened in the Late Triassic? – Hist. Biol., **5**: 263–278; New York.

– (1993): Late Triassic terrestrial vertebrate extinctions: Stratigraphic aspects and the record of the Germanic basin. – Paleont. Lombarda, N. S., **2**: 19–38; Milano.

– (1994): Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: Testing the pattern. – *In:* Fraser, N. C. & Sues, H-D. (eds.): In the Shadow of the Dinosaurs: 366–397; Cambridge (Cambridge Univ. Press).

Benton, M. J. & Clark, J. M. (1988): Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. – *In*: Benton, M. J. (ed.): The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume **1**: 295–339; Oxford (Clarendon Press).

Benton, M. J. & Spencer, P. S. (1995): Fossil Reptiles of Great Britain. – XII + 386 pp; London (Chapman & Hall).

Bonaparte, J. F. (1970): Annotated list of the South American Triassic tetrapods. – Second Gondwana Symp. Proc. and Papers: 665–682; Pretoria.

– (1971): Los tetrápodos del sector superior de la formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). I Parte. – Opera Lilloana, **22**: 1–183; Tucumán.

– (1978): El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos. – Opera Lilloana, **26**: 1–596; Tucumán.

– (1980): El primer ictidosaurio (Reptilia-Therapsida) de America del Sur, *Chaliminia musteloides*, del Triásico Superior de La Rioja, República Argentina. – Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, **1**: 123–133; Buenos Aires.

Brenner, K. (1973): Stratigraphie und Paläogeographie des Oberen Mittelkeupers in Südost-Deutschland. – Arbeit. Inst. Geol. Paläont. Universität Stuttgart, **68**: 101–222; Stuttgart.

Brenner, K. & Villinger, E. (1981): Stratigraphie und Nomenklatur des südwesdeutschen Sandsteinkeupers. – Jb. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **23**: 45–86; Stuttgart.

Carroll, R. L. (1988): Vertebrate paleontology and evolution. – X + 698 pp., 22–10figs.; New York (W. H. Freeman).

Crush, P. J. (1984): A late Upper Triassic sphenosuchid crocodilian from Wales. – Palaeontology, 27: 131–157; London.

Evans, S. E. & Kermack, K. A. (1994): Assemblages of small tetrapods from the Early Jurassic of Britain. – *In*: Fraser, N. C. & Sues, H-D. (eds.): In the Shadow of the Dinosaurs: 271–283; Cambridge, Mass. (Cambridge University Press).

Fraas, O. (1867): *Dyoplax arenaceus,* ein neuer Stuttgarter Keuper-Saurier. – Jh. Verein vaterländ. Naturk. Württemberg, **23**: 108–112; Stuttgart.

Fraser, N. C. 1994. Assemblages of small tetrapods from British Late Triassic fissure deposits. – *In*: Fraser, N. C. & Sues, H.-D. (eds.): In the Shadow of the Dinosaurs: 214–266; Cambridge, Mass. (Cambridge University Press).

Heckert, A. B., Hunt, A. P. & Lucas, S. G. (1997): Redescription of *Redondasuchus reseri,* a Late Triassic aetosaur (Reptilia: Archosauria) from New Mexico (U. S. A.) and the biochronology and phylogeny of aetosaurs. – Geobios, **29**: 619–632; Montpellier.

HOEPEN, E. C. N. VAN (1915): A new pseudosuchian from the Orange Free State. – Ann. Transvaal Mus., **5**: 83–87; Pretoria.

HUENE, F. VON (1902): Übersicht über die Reptilien der Trias. – Geol. paläont. Abhandlungen, N. F., **6(1)**: 1–84; Jena.

– (1921): Neue Pseudosuchier und Coelurosaurier aus dem württembergischen Keuper. – Acta Zoologica, **2**: 329–403; Stockholm.

HUNT, A. P. (1993): A revision of the Metoposauridae (Amphibia: Temnospondyli) of the Late Triassic with description of a new genus from the western United States. – Mus. Northern Arizona Bull., **59**: 67–97; Flagstaff.

KITCHING, J. W. & RAATH, M. A. (1984): Fossils from the Elliot and Clarens Formations (Karoo sequence) of the northern Cape, Orange Free State, and Lesotho, and a suggested biozonation based on tetrapods. – Palaeont. africana, **25**: 111–125; Johannesburg.

KOZUR, H. (1993): Annotated correlation tables of the Germanic Buntsandstein and Keuper. – New Mexico Mus. natur. hist. Sci. Bull., **3**: 243–248; Albuquerque.

LONG, R. A. & MURRY, P. A. (1995): Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States. – New Mexico Mus. natur. hist. Sci. Bull., **4**: 1–254; Albuquerque.

LUCAS, S. G. (1996): Vertebrate biochronology of the Jurassic of China. – Mus. Northern Arizona Bull., **60**: 23–33; Flagstaff.

LUCAS, S. G. & HECKERT, A. B., & HUNT, A. P. (1997): Stratigraphy and biochronological significance of the Late Triassic *Placerias* quarry, eastern Arizona (U.S.A.). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **203**: 23–46; Stuttgart.

LUCAS, S. G. & HUBER, P. (1994): Sequence stratigraphic correlation of Upper Triassic marine and nonmarine strata, western United States and Europe. – Canadian Association of Petroleum Geologists Memoir, **17**: 241–254; Calgary.

– & – (1998): Vertebrate biostratigraphy and biochronology of the nonmarine Late Triassic. – *In*: LETOURNEAU, P. & OLSEN, P. E. (eds.): Aspects of Triassic-Jurassic Rift Basin Geoscience. – [In press].

LUCAS, S. G. & HUNT, A. P. (1993): Tetrapod biochronology of the Chinle Group (Upper Triassic), western United States. – New Mexico Mus. natur. hist. Sci. Bull., **3**: 327–329; Albuquerque.

– & – (1994): The chronology and paleobiogeography of mammalian origins. – *In*: FRASER, N. C. & SUES, H.-D. (eds.): In the Shadow of the Dinosaurs: 335–351; Cambridge, Mass. (Cambridge University Press).

MADER, D. (1990): Palaeoecology of the Flora in Buntsandstein and Keuper in the Triassic of Middle Europe; 1582 pp.; Jena (Gustav Fischer Verlag).

MARSHALL, J. E. A. & WHITESIDE, D. I. (1980): Marine influences in the Triassic "uplands". – Nature, **287**: 627–628; London.

MCGREGOR, J. H. (1906): The Phytosauria, with especial reference to *Mystriosuchus* and *Rhytidodon*.–Mem. Amer. Mus. nat. Hist., **9**: 29–101; New York.

PARRISH, J. M. (1991): A new specimen of an early crocodylomorph (cf. *Sphenosuchus* sp.) from the Late Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona. – J. Vert. Paleont., **11**: 198–212; Lawrence.

– (1994): Cranial osteology of *Longosuchus meadei* and the phylogeny and distribution of the Aetosauria. – J. Vert. Paleont., **14**: 196–209; Lawrence.

ROMER, A. S. (1945): Vertebrate paleontology (2nd ed.). – VIII + 687 pp., 377 figs., 4 tabs.; Chicago (Univ. Chicago Press).

– (1956): Osteology of the reptiles. – XXI + 772 pp., 246 figs.; Chicago (Univ. Chicago Press).

– (1966): Vertebrate paleontology (3rd ed.). – VIII + 468 pp., 443 figs., 4 tabs.; Chicago (Univ. Chicago Press).

ROUGIER, G. W., DE LA FUENTE, M. S. & ARCUCCI, A. B. (1995): Late Triassic turtles from South America. – Science, **268**: 855–858; Washington, D. C.

SERENO, P. C. & WILD, R. (1992): *Procompsognathus:* theropod, "thecodont" or both? – J. Vert. Paleont., **12**: 435–458; Lawrence.

SIMMS, M. J. & RUFFELL, A. H. (1989): Synchroneity of climatic change and extinctions in the Late Triassic. – Geology, **17**: 265–268; Boulder.

– & – (1990): Climatic and biotic change in the Late Triassic. – J. geol. Soc. London, **147**: 321–327; London.

Smith, R. & Kitching, J. (1996): Sedimentology and vertebrate taphonomy of the *Tritylodon* acme zone: A reworked palaeosol in the Lower Jurassic Elliot Formation, Karoo Supergroup, South Africa. – Mus. Northern Arizona Bull., **60**: 531–532; Flagstaff.

Storrs, G. W. (1994): Fossil vertebrate faunas of the British Rhaetian (latest Triassic). – Zool. J. Linn. Soc., **112**: 217–260; London.

Visscher, H. & Brugman, W. A. (1981): Ranges of selected palynomorphs in the Alpine Triassic of Europe. – Rev. Palaeobot. Palynol., **34**: 115–128; Amsterdam.

Walkden, G. M. & Fraser, N. C. (1993): Late Triassic fissure sediments and vertebrate faunas: Environmental change and faunal succession at Cromhall, South West Britain. – Modern Geol., **18**: 511–535; London.

Walker, A. D. (1968): *Protosuchus*, *Proterochampsa*, and the origin of phytosaurs and crocodiles. – Geol. Mag., **105**: 1–14; Reading.

– (1990): A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (Late Triassic or Early Jurassic) of South Africa. – Philos. Trans. roy. Soc. London, B **330**: 1–120; London.

Warrington, G., Audley-charles, M. G., Elliott, R. E., Evans, W. B., Ivemey-Cook, H. C., Kent, P. E., Robinson, P. L., Shotton, F. W., & Taylor, F. W. (1980): A correlation of Triassic rocks in the British Isles. – Geol. Soc. London Spec. Report, **13**: 1–78; London.

Wild, R. (1989): *Aetosaurus* (Reptilia: Thecodontia) from the Upper Triassic (Norian) of Cene near Bergamo, Italy, with a revision of the genus. – Rivista Mus. Civico Sci. Naturali, **14**: 1–24; Bergamo.

Wu, X. & Chatterjee, S. (1993): *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. – J. Vert. Paleont., **13**: 58–89; Lawrence.

Zittel, K. A. von (1890): Handbuch der Palaeontologie. I. Abtheilung Palaeozoologie. III Band. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). – XII + 900 pp., 719 figs.; München & Leipzig (Oldenbourg).

Addresses of the authors:

Dr. Spencer G. Lucas, New Mexico Museum of Natural History and Science, 1801 Mountain Road N. W., Albuquerque, New Mexico 87104, USA.
Dr. Rupert Wild, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191, Stuttgart, Germany.
Dr. Adrian P. Hunt, Mesa Technical College, 911 S. Tenth St., Tucumcari, New Mexico 88401, USA.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 264	66 pp., 1 tab., 39 figs.	Stuttgart, 30. 9. 1998

New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata)

By Günter Bechly, Tübingen

With 1 Table and 39 Figures

Summary

An overview of the fossil odonate fauna of the Crato Formation from the Lower Cretaceous of Brazil is given. Currently 351 specimens (241 adults and 110 larvae) in 12 families and 32 species are known to science. More than half of the adult and larval fossil odonates belong to the gomphid clade (= Gomphides), especially to the Cordulagomphinae which supports the hypothesis of an allochthonous origin of the aquatic insects. Six new species are described: *Araripegomphus andreneli* n. sp. (Araripegomphidae), *Cordulagomphus (Procordulagomphus* stat. nov.*) senckenbergi* n. sp. (Proterogomphidae – Cordulagomphinae), *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp. (Araripephlebiidae n. fam.), *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp. (Araripelibellulidae), *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp. (Zygoptera incertae sedis), and *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp. (Hemiphlebiidae). With a wing length of only 9 mm the latter new species represents one of the smallest odonates of all times. *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp. is classified in a new family Araripephlebiidae n. fam. which probably represents the sister-group of extant Chlorogomphoidea. A still unnamed new genus and species represents the first fossil record and the first New World record for Chlorogomphoidea s. str. Four further new species are illustrated, but not yet described.

The phylogenetic relationship of several known species is discussed, and some diagnoses are amended or corrected. Giant dragonfly larvae of up to 70 mm length are described, regarded as older stages of *Nothomacromia sensibilis* (Carle & Wighton, 1990), and considered as larval Aeschnidiidae. Consequently, the family-group taxa Sonidae Pritykina, 1986 and Nothomacromiidae Carle, 1995 (= "Pseudomacromiidae" sensu Carle & Wighton, 1990) are here regarded as junior subjective synonyms of Aeschnidiidae Needham, 1903. The position of Araripegomphidae in the stem-group of Gomphides rather than Eurypalpida (= Libelluloidea auct.) is advocated (contra Lohmann 1996). The former genus *Procordulagomphus* Nel & Escuillié, 1994 is down-ranked to a subgenus of *Cordulagomphus*. "*Cordulagomphus*" *santanensis* Carle & Wighton, 1990 is recognized as earwig and thus transferred from Odonata – Cordulagomphinae to Dermaptera incertae sedis. A comparison with the odonate fauna of the Upper Jurassic Solnhofen limestones reveals several remarkable differences. Because of the absence of typical Mesozoic odonate groups, such as "anisozygopteres", Archizygoptera and Steleopteridae, as well as the presence of extant families of Zygoptera, the odonate fauna of the Crato Formation appears to be significantly more advanced.

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Zusammenfassung

Eine Übersicht der fossilen Libellenfauna der Crato Formation aus der Unterkreide Brasiliens wird vorgestellt. Derzeit sind 351 Exemplare (241 Imagines und 110 Larven) in 12 Familien und 32 Arten wissenschaftlich bekannt. Über die Hälfte der imaginalen und larvalen Libellenfossilien gehören zur Verwandtschaft der Gomphiden (Flußjungfern), insbesondere zu den Cordulagomphinae, was gut mit der Hypothese eines allochthonen Ursprunges der Wasserinsekten übereinstimmt. Sechs neue Libellenarten werden beschrieben: *Araripegomphus andreneli* n. sp. (Araripegomphidae), *Cordulagomphus (Procordulagomphus* stat. nov.*) senckenbergi* n. sp. (Proterogomphidae – Cordulagomphinae), *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp. (Araripephlebiidae n. fam.), *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp. (Araripelibellulidae), *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp. (Zygoptera incertae sedis) und *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp. (Hemiphlebiidae), welche mit nur 9 mm Flügellänge eine der kleinsten bekannten Libellen aller Zeiten darstellt. *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp. wird in einer neuen Familie Araripephlebiidae klassifiziert, welche vermutlich die Schwestergruppe der rezenten Chlorogomphoidea ist. Eine noch unbenannte neue Gattung und Art stellt den ersten Fossilnachweis und ersten neuweltlichen Nachweis der Chlorogomphoidea s. str. dar. Vier weitere neue Arten werden abgebildet, aber noch nicht beschrieben.

Die phylogenetische Verwandtschaft einiger bekannter Arten wird diskutiert, und einige Diagnosen werden ergänzt oder korrigiert. Riesige Libellenlarven von bis zu 70 mm Länge werden beschrieben, als ältere Stadien von *Nothomacromia sensibilis* (Carle & Wighton, 1990) angesehen und als larvale Aeschnidiidae erkannt. Folglich sind die Familiengruppentaxa Sonidae Pritykina, 1986 und Nothomacromiidae Carle, 1995 (= „Pseudomacromiidae" sensu Carle & Wighton, 1990) als subjektive Juniorsynonyme der Aeschnidiidae Needham, 1903 anzusehen. Die Zugehörigkeit der Araripegomphidae zur Stammgruppe der Gomphides anstatt der Eurypalpida (= Libelluloidea auct.) wird belegt (contra Lohmann 1996). Die frühere Gattung *Procordulagomphus* Nel & Escuillié, 1994 wird zur Untergattung von *Cordulagomphus* herabgestuft. „*Cordulagomphus*" *santanensis* Carle & Wighton, 1990 wird als Ohrwurm erkannt und daher von den Odonata – Cordulagomphinae zu den Dermaptera incertae sedis transferiert. Ein Vergleich mit der Libellenfauna der oberjurassischen Solnhofener Plattenkalke zeigt bemerkenswerte Unterschiede. Durch das Fehlen typisch mesozoischer Libellengruppen, wie der „Anisozygopteren", Archizygoptera und Steleopteridae, sowie das Vorkommen rezenter Zygopterenfamilien, erscheint die Libellenfauna der Crato Formation deutlich „moderner".

Contents

1. Introduction 2
2. Material and methods 4
3. Description of seven new fossil odonate species from the Crato Formation 5
4. Miscellaneous notes on other fossil odonates from the Crato Formation 40
5. Discussion 59
6. Appendix: List of the fossil odonate species from the Crato Formation 62
7. Acknowledgements 63
8. References and bibliography of fossil Odonata from Araripe 64

1. Introduction

Among the few localities for Cretaceous insects, the limestones of the Crato Formation are of outstanding importance because of the following three reasons:

1. A highly diverse fossil insect fauna with probably more than 300 species, of which less than the half are yet described.

2. The excellent preservation of the fossil insects.

3. The large number of specimens found (at least 16000 specimens in various collections).

This locality is also unique because it yields larval, as well as adult insects, and terrestrial species, as well as aerial or aquatic ones.

The referring limestone quarries are mostly located in the vicinity of Nova Olinda, along the northern slope of the Chapada do Araripe, – a Mesozoic plateau in the southern part of the state of Ceará, in the semiarid and poor north-east of Brazil.

On the Precambrian basement there are 700 m of Mesozoic sediments. Their lower part is formed by the Brotas group (= Val do Cariri group) with 300 m of Upper Jurassic sandstones and shales. The upper part is formed by up to 400 m of Cretaceous sediments of the Araripe group which has been dated as Lower Cretaceous (Aptian and Albian) on the basis of fossil pollen, ostracods and fishes. The upper part of the Araripe group is formed by the reddish sandstones and conglomerates of the Exu Formation which is more or less free of fossils and has been dated as Upper Albian to Cenomanian (lowest Upper Cretaceous).

The lower part has previously been classified as Santana Formation s.l. with three members. The latter have recently been elevated to separate formations by MARTILL et al. (1993). According to this new stratigraphical nomenclature, the uppermost part is the Santana Formation s. str. with the Romualdo Member that contains the calcareous concretions with the famous vertebrate fossils (fishes, pterosaurs, etc.). Below the latter is the Ipubi Formation that is mainly consisting of gypsum and anhydrite which indicate a progressive evaporation of the Santana lagoon. The Crato Formation is the lowermost formation of the Araripe Group and includes micritic dolomitic limestones of 3–8 m thickness (Nova Olinda Member sensu MARTILL et al. 1993). Fossil insects are exclusively found in these limestones which were probably deposited in the Upper Aptian, although some authors assumed a much older maximum age of origin (down to Lower Barremian).

Beside the numerous fossil arthropods (mainly insects and arachnids), the Crato limestones also yielded remains of terrestrial plants, but only very few vertebrate fossils, contrary to the mentioned concretions of the Romualdo Member. The only abundant vertebrates are juvenile specimens of the bonefish genus *Dastilbe*.

Meanwhile representatives of most extant insect orders have been recorded from this locality, but the majority of the material is still undescribed. The preservation of the fossil insects is generally excellent with most specimens being complete and only slightly flattened. Unweathered specimens may be organically preserved, but most specimens have been subject to weathering and thus are inorganically preserved with limonitised cuticle and calcite filled cavities (MARTILL & NEL 1996). Both types of preservation often show minute details, like bristles, ommatidia of the compound eyes, and surface sculptures of the cuticle, e.g. on the damselfly pterostigmata. Sometimes even soft parts are preserved, such as flight muscles or the gizzard. Very rare is the preservation of colour pattern (MARTILL & FREY 1995, BECHLY unpubl.), or even of original interference colours. For example a few specimens of the damselfly *Parahemiphlebia cretacica* (e.g. specimen no. 39, National Science Museum Tokyo) still show parts of the original metallic green body coloration (no secondary pyritisation!) that is also typical for their extant relatives (compare BECHLY 1996, 1997a). Even average fossil insects from the Crato Formation are generally by far better preserved than the best specimens from the famous Solnhofen limestones. Consequently, this locality has to be regarded as a typical "Konservat-Lagerstätte".

This important fossil locality was discovered in April 1819 by the two Bavarian naturalists JOHANN BAPTIST VON SPIX and CARL FRIEDRICH PHILIPP VON MARTIUS, during a scientific expedition to Brazil on behalf of King MAXIMILIAN I. VON BAYERN. However, they did not yet find any fossil insects, but "only" concretions with fossil fishes. As first fossil insects some ephemerid larvae were described by COSTA-LIMA (1950). The first fossil dragonfly from Araripe, an isolated male hindwing of *Cordulagomphus* cf. *fenestratus*, was discovered by Prof. ANGELO MACHADO (University of Belo Horizonte). It was first mentioned in a short notice of WESTFALL (1980) and figured by MACHADO in SCHLÜTER & HARTUNG (1982, Abb. 5). Thorough palaeoentomological studies of the Santana fauna started in the mid eighties by BRITO (1984) and have been subsequently continued by Dr RAFAEL MARTINS-NETO (1987–1992) from the Zoological Museum of Sao Paulo and Dr DAVID GRIMALDI (1990–1991) from the American Museum of Natural History in New York, and several others. Currently the fossil Odonata of the Crato Formation are revised by Dr ANDRÉ NEL (MNHN, Paris) and me, which already led to a doubling of the known number of species. The majority of the new dragonfly species, which are partly still undescribed, have been discovered by me in the extensive collections of the fossil trader MICHAEL SCHWICKERT (ms-fossil) in Sulzbachtal (Germany).

2. Material and methods

The presented results are based on my examination of 309 specimens of fossil dragonflies (205 adults and 104 larvae) from the Crato Formation (308 specimens at ms-fossil and 1 specimen on loan from AMNH), as well as on 9 specimens on photos of ms-fossil (5 adults and 4 larvae), and on all 33 specimens that were mentioned or figured in the cited literature (31 adults and 2 larvae), thus totally on 351 specimens.

All holotypes and paratypes, and many of the further specimens, of all new species described in this publications are deposited in official museum collections (AMNH New York, JME Eichstätt, MNHN Paris, NSMT Tokyo, SMF Frankfurt, SMNK Karlsruhe, SMNS Stuttgart, and Museum of Kitakyushu). Specimen C13 (original) from my own collection will be deposited on permanent loan in the collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart (Inv. Nr. SMNS 63648). The remaining specimens, including a few originals, are still located in private collections, especially of ms-fossil (Sulzbachtal). However, some of the mentioned specimens that were still in collection of ms-fossil at the time of writing this manuscript, may already be deposited in official museum collections at the time of publication (the trader at least promised not to sell any of them to any private collectors at all). The mentioned large exhibition "Santana on Tour 97/98" (incl. specimens D28, D29, D45, and D58) will only be sold in whole and exclusively to an official museum. This exhibition was first displayed as special exhibition during the "Mineralientage" in Munich, 21.–23.11.97; afterwards it moved to the Jura-Museum Eichstätt, 01.10.97–15.03.98; Naturkundemuseum am Friedrichsplatz Karlsruhe, 01.04.98 till mid July 1998; Senckenberg-Museum Frankfurt, 22.07.98 till end of September 1998; Museum für Naturkunde Berlin, 06.10.98 till December 1998.

All drawings were made with camera lucida, and all photos were made with a SLR camera and macro lens. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of RIEK (1976) and RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended by KUKALOVÁ-PECK (1991), NEL et al. (1993) and BECHLY (1996). The higher classification is based on the new phylogenetic system of fossil and extant odonates of BECHLY (1996, 1997a). The systematical analysis is based on the principles of consequent Phylogenetic Systematics (sensu HENNIG 1966, 1969) rather than "numerical cladism" (also called "computer cladistics") which unfortunately still is mainstream, although it has more in common with phenetics than with genuine Hennigian methods (for the referring arguments see WÄGELE 1994, BORUCKI 1996, and BECHLY 1997a). The assignment of formal categorial ranks has been omitted as far as possible because they are more or less arbitrary and superfluous (WILLMANN 1989).

3. Description of seven new fossil odonate species from the Crato Formation

Class Insecta LINNEAUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793

Suborder Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Euanisoptera BECHLY, 1996
Exophytica BECHLY, 1996
Gomphides BECHLY et al., 1998
Family Araripegomphidae BECHLY, 1996

Genus *Araripegomphus* NEL & PAICHELER, 1994

Araripegomphus andreneli n. sp.
Figs 1–3

Holotype: ♂ specimen no. C1 in the private collection of the author (G. BECHLY, Böblingen), purchased from ms-fossil (Sulzbachtal) and deposited on permanent loan in the collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart (Inv. Nr. SMNS 63651).

Paratypes: ♂ specimen no. 31, and ♀ specimens nos 47 (allotype) and no. 1006 (National Science Museum Tokyo; ex coll. ms-fossil); specimens nos. 5, 12, 13, and 16, Museum of Kitakyushu.

Further material: Specimens nos D10, D27, E16, E18, and F1 (all in coll. ms-fossil). A further specimen was exhibited in the local museum of Santana do Cariri and figured in MARTILL et al. (1993, Text-Fig. 4.1), but is reported to have "disappeared".

Locus typicus: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, northeast Brazil (MAISEY 1990).

Stratum typicum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu MARTILL et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivatio nominis: After my colleague Dr ANDRÉ NEL (Paris), for his numerous achievements in palaeoentomology.

Diagnosis. – This new species is very similar to the type-species *A. cretacicus* NEL & PAICHELER, 1994: About three intercalary veins between IR2 and RP3/4, and two intercalary veins between MA and MP; no Rspl and Mspl, hindwing CuAa with four to five (usually four) posterior branches; male hindwing without any posterior branch of anal vein between anal loop and anal triangle; female hindwing with three to four posterior branches of anal vein; pterostigma distinctly braced in all wings. The new species differs only in two characters from the type-species *A. cretacicus* which is only known by the female holotype: the wings are somewhat shorter, and there are only two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area of both

Table 1. Statistics of the fossil odonate fauna from the Crato Formation

FAMILY GROUP TAXA	SPECIES	ADULTS	LARVAE	SUM
Hemiphlebiidae	2 (+ 2 ?)	19 (+ 19 ?)	0	38
Protoneuridae – Isostictinae	1	20	0	20
Thaumatoneuridae – Euarchistigmatini	1	5	0	5
Aeschnidiidae (= Nothomacromiidae; = Sonidae)	2 (+ 1 ?)	7 (= 3 %)	20 (10 small + 10 big) (= 18 %)	27 (= 8 %)
Cretapetaluridae	1	1	0	1
Liupanshaniidae	2	3	0	3
Gomphaeschnidae – Gomphaeschnaoidinae	7 (= 22 %)	20 (= 8 %)	10 (+ 5 ?) (= 14 %)	35 (= 10 %)
Araripegomphidae	2 (+ 1 ?)	16	?	16
large gomphid larvae	?	–	16 (+ 10 ?)	26
Proterogomphidae – Cordulagomphinae	6 (= 19 %)	113 (= 47 %)	36 (= 33 %)	149 (= 42 %)
Araripephlebiidae	1	3	0	3
Chlorogomphidae	1	1	0	1
Araripelibellulidae	2	5	0	5
Anisoptera indet.	?	3	9 (+ 4 ?)	16
Odonata indet.	?	6	0	6
SUM	32 (= 100 %)	241 (= 69 %)	110 (= 31 %)	351 (= 100 %)

pairs of wings. The latter character is most significant, since it is not known to be variable within extant dragonfly species. Even the apparently negligible difference in body size is significant, since the wing length of the holotype of *A. cretacicus* is outside the variability of the fourteen known specimens of the new species (see Appendix). The correlation of this difference in size with a very stable wing venational character justifies the description of a new species.

Lohmann (1996) mentioned three alleged autapomorphies of Araripegomphidae:

1. Anal loop only two-celled: this character is simply incorrect, since in all known specimens of Araripegomphidae the anal loop is either closed and three- to six-celled, or it is absent (not posteriorly closed). The sole exception is specimen no. D10 which does have a two-celled anal loop indeed that almost certainly has to be regarded as an individual aberration. However, the latter specimen was not known to Lohmann (1996) whose arguments were only based on the description of the holotype of *A. cretacicus* which completely lacks an anal loop. Therefore, this erroneous autapomorphy is obviously based on a lapse, viz a confusion with Cordulagomphinae which indeed generally possess a two-celled anal loop.

2. "Gaff" (CuA between subdiscoidal veinlet and first branching) is secondarily shortened in the hindwing: this assumption of a secondarily shortened "gaff" is an

unjustified ad hoc hypothesis. The referring character state rather has to be regarded as a plesiomorphy, since it would otherwise represent the only known reversal of this character within Cavilabiata (see below).

3. Secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 are aligned: this character is variable within *Araripegomphus* (see below) and thus invalid.

Description

Holotype (Figs 1–2): A well-preserved male dragonfly with all four wings outspread (wing span 75 mm). Head and body are only preserved as faint imprint (maybe an artifact of preparation). The legs are not preserved, except for the bases of the forelegs. The wings probably have been hyaline.

Body: Width of head, 7.5 mm; the abdomen is 39.0 mm long and 2.1 mm wide; anal appendages (cerci) about 2.7 mm long, including the apical spine-like projection.

Forewing: Length, 36.2 mm; width at nodus, 8.3–8.4 mm; distance from base to nodus, 18.7 mm (the nodus is situated at about 52 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 9.8–10.1 mm; distance from base to arculus, 3.6 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.6–0.7 mm basal of arculus and Ax2 is 3.6–3.8 mm distal of Ax1 (somewhat distal of basal side of discoidal triangle); only two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); distal of Ax2 there are ten secondary antenodal crossveins between costal margin and ScP and nine of them between ScP and RA; about five antesubnodal crossveins (only three of them visible in the left wing) with a distinct gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus; secondary antenodal crossveins and postnodal crossveins are non-aligned; six postnodal crossveins between nodus and pterostigma; no distinct "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 3.5 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers three to three and a half cells; RA is distinctly broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; bases of veins RP and MA (sectors of arculus) somewhat separated at the arculus; the hypertriangle is 4.6–4.7 mm long and max. 0.6 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is slightly curved; discoidal triangle transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 2.1 mm; length of its costal side, 2.5–2.6 mm; length of its distal side MAb, 2.8–2.9 mm; MAb is more or less straight; a distinct pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits an unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.2 mm basal of arculus; anal area max. 2.1 mm wide with two rows of cells; cubito-anal area max. 1.9–2 mm wide with up to three rows of cells; CuA with five to six posterior branches; MP ends on the level of the nodus; basal postdiscoidal area with only two rows of cells; postdiscoidal area distally distinctly widened (width near discoidal triangle, 2.3 mm; width at hind margin, 6.9 mm or 7.4 mm respectively); no Mspl, but two intercalary veins in the distal postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between them, except near the hind margin (two rows of cells); first branching of RP ("midfork") 5.2 or 5.5 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 0.9 mm and one cell distal of subnodus; only one or two bridge crossveins between RP2 and IR2 basal of subnodus; RP2 and IR2 strictly parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; no Rspl, but three intercalary veins in the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent with two rows of cells between them, even up to basal of pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 below distal side of pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and three to four rows of cells between pseudo-IR1 and RP2.

Hindwing: Length, 33.9 mm; width at nodus, 10.7–11 mm; distance from base to nodus, 14.1 mm (the nodus is situated basal of midwing at about 42 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 12–12.2 mm; distance from base to arculus, 3.4 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.3–0.5 mm basal of arculus and Ax2 is 4.0 mm distal of Ax1 (about the level of the distal edge of the discoidal triangle); only two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (more or less aligned); distal of Ax2 there are four to five secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP and six of them between ScP and RA; only two (left wing) or four (right wing) antesubnodal crossveins are visible, but there seems to be a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus, as well as a gap directly distal of the arculus; the secondary antenodal crossveins distal of Ax2 and the postnodal crossveins are non-aligned; seven postnodal crossveins between nodus and pterostigma; no "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 3.5–3.8 mm long and max. 0.9–1 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers three to three and a half cells; RA is distinctly broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are somewhat separated at the arculus; the hypertriangle is 3.9–4 mm long and max. 0.8–0.9 mm wide (distinctly wider than in the forewing); the hypertriangle is free and its costal side (MA) is strongly curved; the discoidal triangle is transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 1.9–2 mm; length of its costal side, 2.7 mm; length of its distal side MAb, 3.1–3.2 mm; MAb is weakly angled and a weak postdiscoidal intercalary vein originates at this angle; pseudo-anal vein PsA is less distinct than in the forewing; subdiscoidal triangle smaller than in forewing, but as well free; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.1–1.2 mm basal of arculus; anal area max. 6.9–7.1 mm wide with eight to ten rows of cells; cubito-anal area max. 5–5.2 mm wide with up to six rows of cells; CuAa distinctly curved and thus relatively short with only four posterior branches; CuAb distinctly developed; "gaff" short; anal loop five-celled, but indistinct in the right wing and absent in the left wing; MP ends on level of nodus; the area between CuA and MP is basally narrow (with only one row of cells) and distally somewhat widened (with two rows of cells); only two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; the postdiscoidal area is distally strongly widened (width near discoidal triangle, 2.5 mm; width at hind margin, 7.6–7.8 mm); no Mspl, but two intercalary veins in the distal part of the postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between them, except near the hind margin (two rows of cells); first branching of RP 5.1 or 4.7 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 0.7–0.8 mm and one cell distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus; RP2 and IR2 relatively straight and closely parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; no Rspl, but three intercalary veins in the area between

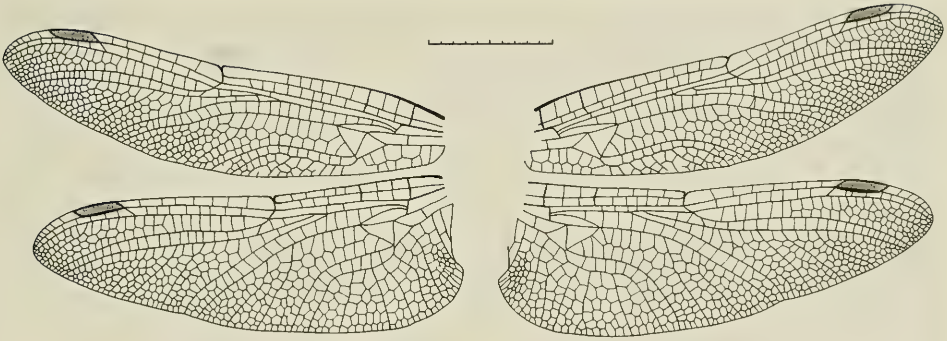


Fig. 1. *Araripegomphus andreneli* n. sp., ♂ holotype C1 (coll. BECHLY, SMNS). Scale 10 mm.

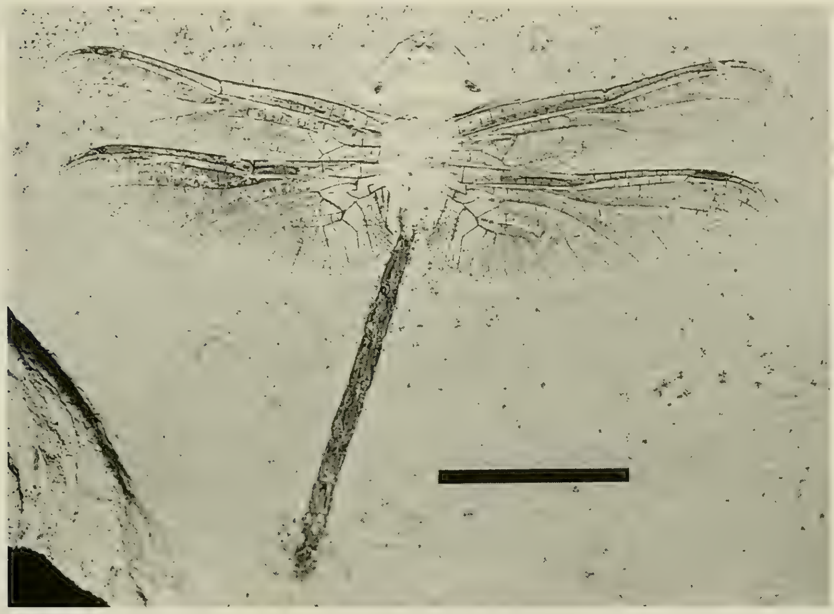


Fig. 2. *Araripegomphus andreneli* n. sp., ♂ holotype C1 (coll. BECHLY, SMNS). Scale 20 mm.

IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 divergent and with two rows of cells between them, even up to basal of pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 below distal side of pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and three rows of cells between pseudo-IR1 and RP2; wing base with distinct anal angle in the hind margin and a three-celled anal triangle, thus it is a male specimen; only one posterior branch of anal vein between CuAb and anal triangle; no membranule is visible.

Paratype specimen no. 31: A male dragonfly with one fore- and hindwing, head, thorax, four legs and the basal 2/3 of the abdomen preserved. The compound eyes are shortly, but distinctly separated.

Forewing: Length, 36.0 mm; pterostigma covers three and a half cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even up to basal of pterostigma; very short "libellulid gap"; "cordulegastrid gap" present; origins of RP and MA hardly separated at arculus; lestine oblique vein "O" one cell distal of subnodus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2; costal side of hypertriangle smoothly curved; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area.

Hindwing: Length, 34.7 mm; pterostigma covers nearly three cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even up to far basal of pterostigma; "cordulegastrid gap" apparently present (?); lestine oblique vein "O" one cell distal of subnodus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle distinctly wider than in the forewing; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop posteriorly open; anal triangle present and three-celled.

Paratype and allotype specimen no. 47 (Fig. 3): A very well-preserved female dragonfly, of which only the tip of the left hindwing, all legs and the end of the abdomen are missing. The compound eyes appear to be widely separated, but this is probably due to a preservation of the head in ventral aspect (max. width of head, 6.2 mm).

Forewing: Length, 35.0 mm; pterostigma covers about four cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even up to basal of pterostigma; very short "libellulid gap"; arculus weakly angled and origins of RP and MA hardly separated at arculus; lestine oblique vein "O" one and a half cells distal of

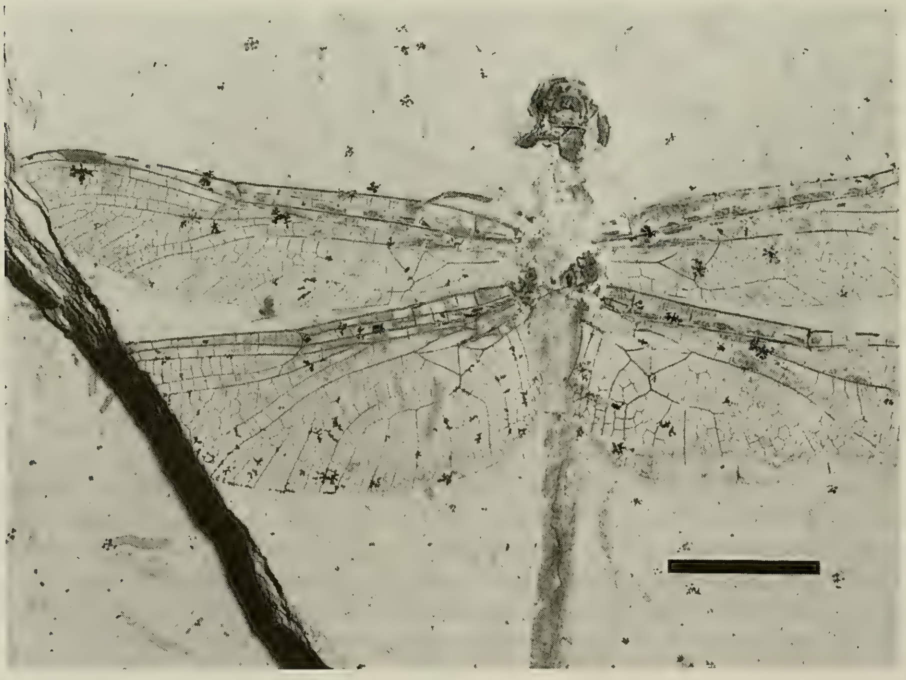


Fig. 3. *Araripegomphus andreneli* n. sp., ♀ paratype and allotype no. 47 (Nat. Sci. Mus. Tokyo). Scale 10 mm.

subnodus; only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (aligned); costal side of hypertriangle smoothly curved; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area.

Hindwing: Length, 34.0 mm; pterostigma covers two and a half cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even up to far basal of pterostigma; distinct "cordulegastrid gap"; arculus straight and origins of RP and MA hardly separated at arculus; lestine oblique vein "O" one cell distal of subnodus; three (left wing) or only one (right wing) (?) secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (aligned); costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle distinctly wider than in the forewing; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop posteriorly open in the left wing and indistinctly closed and five-celled in the right wing; three to four posterior branches of anal vein.

Paratype specimen no. 1006: A nearly complete, but not very well-preserved, female dragonfly. Only the distal half of the abdomen and the middle- and hindlegs are missing. The compound eyes are slightly separated (min. distance hardly 1.0 mm).

Forewing: Length, 36.1 mm; pterostigma covers about two and a half to three cells; pterostigma distinctly braced; lestine oblique vein "O" one cell distal of subnodus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (aligned); costal side of hypertriangle smoothly curved; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area.

Hindwing: Length, 35.6 mm; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even up to basal of pterostigma; arculus straight and origins of RP and MA relatively widely separated at arculus (!); lestine oblique vein "O" one and a half cells distal of subnodus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (non-aligned!); costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle distinctly wider than in the forewing; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop indistinctly closed and four- to five-celled; three to four posterior branches of anal vein.

Paratype specimen no. 5 (Kitakyushu): An isolated forewing (length, 36.3 mm).

Paratype specimen no. 12 (Kitakyushu): Two connected forewings (length, 33.3 mm).

Paratype specimen no. 13 (Kitakyushu): An adult female dragonfly.

Forewing: Length, 36.5 mm.

Hindwing: Length, 36.0 mm; anal loop closed and six-celled.

Paratype specimen no. 16 (Kitakyushu): Two connected forewings (length, 34.0 mm).

Specimen no. D10: Male dragonfly.

Forewing: Length, 32.0 mm; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2 distal of basal side of pterostigma; very short "libellulid gap"; arculus nearly straight and origins of RP and MA hardly separated at arculus; lestine oblique vein "O" one and a half cells distal of subnodus; only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (more or less aligned); costal side of hypertriangle smoothly curved; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area.

Hindwing: Length, 32.0 mm; pterostigma covers about three cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2 distal of basal side of pterostigma; “cordulegastrid gap” present; arculus straight and origins of RP and MA somewhat separated at the arculus; lestine oblique vein “O” one and a half cells distal of subnodus; only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (more or less aligned); costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle distinctly wider than in the forewing; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop posteriorly closed and two-celled (!); anal triangle present and three-celled.

Specimen no. D27: Female dragonfly; compound eyes only slightly separated.

Forewing: Length, 34.8 mm; pterostigma covers about three and a half cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even up to basal of the pterostigma; arculus straight and origins of RP and MA hardly separated at arculus; lestine oblique vein “O” one cell distal of subnodus; one (left wing) or two (right wing) secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); costal side of hypertriangle smoothly curved; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area.

Hindwing: Length, 34.0 mm; pterostigma covers four to four and a half cells (!); pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2, even far basal of the pterostigma; “cordulegastrid gap” apparently present (?); arculus straight and origins of RP and MA somewhat separated at the arculus; lestine oblique vein “O” one cell distal of subnodus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle distinctly wider than in the forewing; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop posteriorly open; three to four posterior branches of anal vein.

Specimen no. E16: Imprint of an adult female dragonfly with head, thorax, and all four wings (forewing length, 36.2 mm; hindwing length, 35.1 mm). The wing venation is rather poorly preserved, only the main veins are visible. The apices of the right wings are missing. The hindwings are very interesting since they clearly show a large membranule at the wing base. This character state has to be regarded as plesiomorphic, compared to the reduced membranule in crown-group Gomphides.

Specimen no. E18: A male specimen which is very similar to the other described specimens in all visible characters (forewing length, 36.0 mm; hindwing length, 35.5 mm).

Specimen without number in the local museum of Santana do Cariri: A very well-preserved and complete female dragonfly; compound eyes apparently widely separated, probably due to the preservation of the head in ventral aspect.

Forewing: Two rows of cells between RP1 and RP2 distal of basal side of pterostigma; origins of RP and MA hardly separated at the arculus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2; costal side of hypertriangle smoothly curved; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area.

Hindwing: Two rows of cells between RP1 and RP2, even up to somewhat basal of pterostigma; costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle distinctly wider than in the forewing; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop posteriorly closed and with four or five cells; at least two posterior branches of anal vein are visible.

Phylogenetic position. – Contrary to the original description in Gomphidae by Nel & Paicheler (1994a), Lohmann (1996) recently suggested a position of Araripegomphidae in the stem-group of Eurypalpida (= Libelluloidea auct.). The evidence of the new specimens renders this latter hypothesis quite doubtful. Of the nine alleged synapomorphies with Eurypalpida proposed by LOHMANN (1996), the following seven characters are very homoplastic anyway, and also occur in some or even most gomphids.

1. Pterostigma short, only covering about three cells: this character is not only somewhat variable within Araripegomphidae (see above), but also present in some gomphids.

2. Hindwing with straight arculus: although this is a derived similarity with most Brevistigmata (= Hemeroscopidae, Chlorogomphoidea, and Eurypalpida) indeed, it is rather worthless as potential synapomorphy, since it is also present in many gomphids as well. The plesiomorphic state in a new Hemeroscopidae from Solnhofen (BECHLY et al. 1998) furthermore indicates that the derived state convergently evolved several times within Brevistigmata. By the way: this character state is not only present in the hindwing of *A. andreneli* n. sp. but also distinct in the forewing.

3. The sectors of the arculus RP and MA have a common origin at the arculus: this character is correlated with the former character and thus involves the same counter arguments. Furthermore, this character is variable at least in *A. andreneli* n. sp.

4. Only two or less secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2: this character is a derived similarity with Eurypalpida, but is also present in some gomphids (e.g. Proterogomphidae, incl. Cordulagomphinae). The alignment of these antenodals is certainly no predisposition (contra LOHMANN 1996) but just an individual feature of certain specimens of *Araripegomphus*, since the referring crossveins are hardly aligned or non-aligned in most specimens (see above).

5. Costal side (MA) of hypertriangle distinctly curved: this is another derived similarity with Eurypalpida that is also present in most gomphids.

6. The hindwing CuAa is shortened with max. four to five posterior branches: this derived character state is not only present in Araripegomphidae and most Cavilabiata (Cordulegastrida, Neopetaliidae, Chlorogomphida and Eurypalpida) but also in numerous gomphids.

7. The primary IR1 is reduced and a pseudo-IR1 originates on RP1 distal of the pterostigma: within the gomphid clade this character state is indeed only known from a few extant and fossil taxa (e.g. Proterogomphidae, incl. Cordulagomphinae). However, it is also present within Aeshnoptera, e.g. in Cymatophlebiidae and Gomphaeschnidae. Furthermore, only the reduction of the primary IR1 can be regarded as derived character, while the distal pseudo-IR1 seems to be a ground-plan character of Anisoptera (see BECHLY 1996).

Regarding the very limited value of the above mentioned characters, only two of LOHMANN's (1996) characters remain as potential synapomorphies for Araripegomphidae and Eurypalpida:

1. Forewing with "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) in the basal part of the postsubnodal area, and hindwing with "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) in the distal part of the antesubnodal area: first of all it must be emphasised that the statement of LOHMANN (1996) is not fully correct, since all known specimens of *A. andreneli* n. sp. only have a very indistinct "libellulid gap" in both pairs of wings, but a long "cordulegastrid gap" in both pairs of wings! The supposed long "libellulid gap" in the forewing of the holotype of *A. cretacicus* could rather represent an artifact of preservation. Besides, a "cordulegastrid gap" is not only known from most Cavilabiata (except extant Chlorogomphoidea), but as well from Gomphaeschnidae

and Cordulagomphinae and a few other taxa. Consequently, it is a rather homoplastic character anyway which therefore has to be regarded as relatively weak evidence. The alleged "libellulid gap" is so weakly developed that it can hardly be coded as present and therefore cannot be regarded as a valid synapomorphy.

2. Compound eyes strongly approximated: the distance of the compound eyes in Araripegomphidae is indeed much smaller than in any other known gomphid! However, such an approximation of the eyes convergently evolved in Aeshnoptera anyway, so that it is quite possible that this character state evolved by convergence in Araripegomphidae, too.

The following three characters strongly contradict a close relationship of Araripegomphidae with Eurypalpida:

1. Vein RA is strongly broadened along the pterostigma, as in most gomphids: this character probably represents a derived ground-plan character of the gomphid clade (Bechly 1996, 1997a) and thus a putative synapomorphy with Araripegomphidae.

2. The distal side MAb of the hindwing discoidal triangle is angled and a distinct postdiscoidal intercalary vein originates on this angle: this derived character is present in all gomphids (putative synapomorphy) and in the crown-group of Aeshnoptera (clearly a convergence). On the other hand this character state is completely absent in all known Cavilabiata.

3. In the hindwing the "gaff" is short, as in all Petalurida, basal Aeshnoptera, Gomphides and Cordulegastrida (symplesiomorphy), while it is distinctly elongated in all Brevistigmata, in which Eurypalpida have a subordinated position (synapomorphy). There exists no evidence whatever for a reversal of this character in any representative of Brevistigmata! For this reason, this important plesiomorphy excludes a close relationship of Araripegomphidae and Eurypalpida with great certainty. Correlated with the plesiomorphic "gaff" is the small anal loop (thus a plesiomorphy, too) which is even completely reduced in some specimens of *Araripegomphus*. Such a reduction of the anal loop is unknown in Cavilabiata, except in Cordulephyinae and Tetrathemistinae which have the complete cubito-anal area of the hindwing very much reduced, contrary to Araripegomphidae which have a very well-developed cubito-anal area.

Considering the total available evidence it must be stated that Araripegomphidae most probably belongs to the gomphid clade (see Bechly 1996, 1997a) rather than to the stem-group of the libelluloid clade (Eurypalpida).

Araripegomphus n. sp. (?)

Figs 4–5

Material: ♂ specimen SMNS 63070 (Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart).

Locality: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, north-east Brazil (Maisey 1990).

Stratum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu Martill et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Diagnosis. – This specimen is very similar to the type-species *Araripegomphus cretacicus* Nel & Paicheler, 1994 and *A. andreneli* n. sp. The only visible differences are the somewhat smaller size (hindwing only 30.5 mm long), and especially the more widely separated compound eyes. Considering the smaller distance of the eyes in the holotype of *A. cretacicus* and the specimens of *A. andreneli* n. sp., the erection of a separate new species for this specimen could be justified, since this character is not intraspecifically variable. Because of the poor preservation of this specimen, this putative new species should not be named until better preserved specimens will be available.

Description (Figs 4 and 5): A rather poorly preserved male dragonfly. The head is max. 6.5 mm wide and the compound eyes are distinctly separated (min. distance about 1.3 mm), although the head is clearly preserved in dorsal aspect!

Forewing: Very incompletely preserved; two rows of cells in the distal part of the area between RP3/4 and MA; lestine oblique vein "O" one and a half cells distal of subnodus.

Hindwing: Length, only 30.5 mm; pterostigma covers about three and a half cells; pterostigma distinctly braced; two rows of cells between RP1 and RP2 up to somewhat basal of pterostigma; arculus straight and origins of RP and MA hardly separated at arculus; lestine oblique vein "O" one and a half cells distal of subnodus; two secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); costal side of hypertriangle strongly curved and hypertriangle rather broad; two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; anal loop posteriorly open (?); distinct anal triangle, thus it is a male specimen.

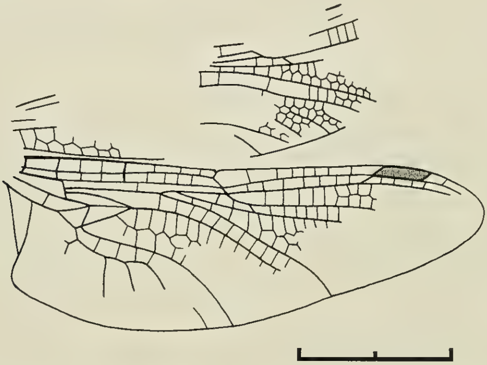


Fig. 4. *Araripegomphus* n. sp. (?) (combined from left and right pair of wings), ♂ SMNS 63070. Scale 10 mm.

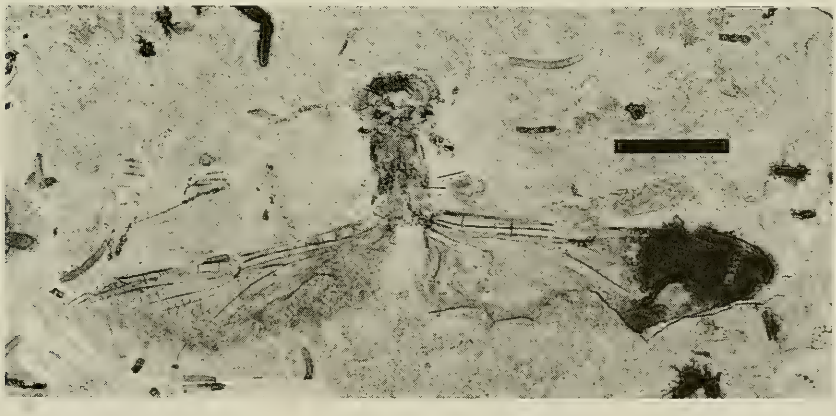


Fig. 5. *Araripegomphus* n. sp. (?), ♂ SMNS 63070. Scale 10 mm.

Suborder Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Euanisoptera BECHLY, 1996
Exophytica BECHLY, 1996
Gomphides BECHLY et al., 1998
Superfamily Hagenioidea TILLYARD & FRASER, 1940 sensu BECHLY 1997
Family Proterogomphidae BECHLY et al., 1998
Subfamily Cordulagomphinae CARLE & WIGHTON, 1990 stat. rest.

Genus *Cordulagomphus* CARLE & WIGHTON, 1990
Subgenus *Procordulagomphus* NEL & ESCUILLIÉ, 1994 stat. nov.

Cordulagomphus (Procordulagomphus stat. nov.*) senckenbergi* n. sp.

Figs 6–7

Holotype: ♂ specimen no. C7, donated by ms-fossil (Sulzbachtal) to the Senckenberg Museum in Frankfurt a.M., on the occasion of the opening of the large exhibition "Santana on Tour 97/98" in July 1998.

Locus typicus: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, northeast Brazil (MAISEY 1990).

Stratum typicum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu MARTILL et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivatio nominis: After the German naturalist JOHANN CHRISTIAN SENCKENBERG (* 1707, † 1772).

Diagnosis. – A very small species of Cordulagomphinae with a wing span of only about 37 mm. The following combination of characters distinguishes this new species from *Cordulagomphus (Procordulagomphus) xavieri* NEL & ESCUILLIÉ, 1994 and *Cordulagomphus fenestratus* CARLE & WIGHTON, 1990 that have a similar size: only one non-aligned secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2; only four antenodal crossveins in the hindwing; only three postnodal crossveins in the forewing and four of them in the hindwing; only three postsubnodal crossveins; distal antefurcal (= postmedian) crossvein distinctly oblique in the hindwing; distal side MAb of the discoidal triangle is relatively straight without a pronounced angle; CuA in both pairs of wings without visible posterior branches; anal area of forewing with two rows of cells; anal loop unicellular; male with two-celled anal triangle.

Autapomorphies of this new species seem to be the small number of only three postnodal crossveins between nodus and pterostigma in the forewing, and the strongly reduced cubito-anal area in both pairs of wings with only one row of cells in the forewing and two to three rows of cells in the hindwing.

Description

Holotype (Figs 6–7): An excellently preserved male dragonfly of very small size (wing span, 37 mm; body length, 32 mm, incl. head and anal appendages). All four wings are outspread and head and body are well-preserved, too. Only the legs are not preserved, except for the bases of the forelegs. The wings probably have been hyaline.

Body: Max. width of head, 5.0 mm; the compound eyes are widely separated (distance, 1.3 mm); the abdomen is about 22 mm long (excl. anal appendages) and 1.3 mm wide (the terminal part of the abdomen is somewhat clubbed with a max. width of 2.0 mm); the anal appendages (cerci) are about 1.1 mm long and extremely slender (peg-like); the epiproct is not visible.

Forewing: Length, 17.4 mm; width at nodus, 4.6 mm; distance from base to nodus, 9.3 mm (the nodus is situated at about 53 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 4.5 or 4.8 mm respectively; distance from base to arculus, 2.6 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.9 mm basal of arculus and Ax2 is 2.3–2.4 mm distal of Ax1 (somewhat basal of the distal edge of the discoidal triangle); only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); distal of Ax2 there are three to four secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP and three of them between ScP and RA; only three antesubnodal crossveins with a distinct gap directly distal of the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus; the secondary antenodal crossveins and the postnodal crossveins are non-aligned; only three postnodal crossveins and three postsubnodal crossveins between nodus and pterostigma; no "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 1.5–1.7 mm long and max. 0.6 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers about one and a half cells; the arculus is between Ax1 and Ax2 and is distinctly angled; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are distinctly separated at the arculus; the hypertriangle is 1.7–1.9 mm long and max. 0.3–0.4 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is curved; the discoidal triangle is transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 1.1 mm; length of its costal side, 1.1–1.2 mm; length of its distal side MAb, 1.5 mm; MAb is relatively straight (weakly angled in the right wing); a distinct pseudo-anal vein PsA delimits an unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 0.9 mm basal of arculus; anal area max. 0.9 mm wide with one to two rows of cells (including a large elongate cell beneath the cubital cell); cubito-anal area max. 0.6–0.7 mm wide with only one row of cells; CuA without visible posterior branches; MP ends on the level of the nodus; basal part of postdiscoidal area with only two rows of cells; the postdiscoidal area is somewhat widened distally (width near discoidal triangle, 1.1–1.2 mm; width at hind margin, 2.9–3 mm) with six cells between MA and MP at the hind margin; no Mspl; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between them, except directly at the hind margin (two cells); first branching of RP 2.7–2.8 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 1–1.2 mm and one and a half cells distal des subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus; RP2 and IR2 strictly parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; no Rspl; only one row of cells between RP1 and RP2 up to the pterostigma; pseudo-IR1 originates on RP1 beneath distal side of pterostigma; one row of cells between pseudo-IR1 and RP1 and two rows of cells between pseudo-IR1 and RP2 (three to four rows of cells near the hind margin).

Hindwing: Length, 16.7–16.9 mm; width at nodus, 5.5 mm; distance from base to nodus, 7.9 mm (the nodus is situated at 47 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 4.7–4.9 mm; distance from base to arculus, 2.6–2.7 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.5–0.6 mm basal of arculus and Ax2 is 2.7–2.8 mm distal of Ax1 (about the level of the distal edge of the discoidal triangle); only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (inexactly aligned); distal of Ax2 there are only one to two secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP and only a single one between ScP and RA; only two antesubnodal crossveins are visible (none in the right wing) and there appears to be a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus, as well as a gap directly distal of the arculus; the secondary antenodal crossveins distal of Ax2 and the postnodal crossveins are non-aligned; four postnodal crossveins and two to three postsubnodal crossveins between nodus and pterostigma; no "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 1.7–1.8 mm long (distinctly longer than in the forewing) and max. 0.6 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers about one to one and a half cells; the arculus is closer to Ax1 than in the forewing and is weakly angled; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are somewhat separated at the arculus; the hypertriangle is 2.0 mm long and max. 0.4 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is curved; the discoidal triangle is transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 1.1–1.2 mm; length of its costal side, 1.4 mm; length of its distal side MAb, 1.6 mm; MAb is straight; the subdiscoidal veinlet (crossvein-like basal part of CuA between triangle and its fusion with the anal vein) is not shortened; the pseudo-anal vein PsA is as distinct as in the forewing; subdiscoidal triangle unicellular; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 0.9–1 mm basal of arculus; anal area max. 2.8 mm wide with three to four rows of cells; cubito-anal area max. 2.0 mm wide with two to three rows of cells; CuAa without any visible posterior branches (only the base of CuAb is still distinct, so that a short "gaff" can be recognized); CuA is smoothly approaching the hind margin; anal loop longitudinal elongate and unicellular (max. 1.6–1.7 mm long and 0.7 mm wide); MP ends on the level of the nodus; the area between CuA and MP is relatively narrow with only one row of cells, except directly at the hind margin (two cells); basal part of postdiscoidal area with only two rows of cells; the postdiscoidal area is distally widened (width near discoidal triangle, 1.3 mm; width at hind margin, 2.9–3.1 mm) with six cells between MA and MP at the hind margin; no Mspl; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between them, except directly at the hind margin (two cells); first branching of RP 2.4 or 2.8 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 1.2–1.3 mm and one and a half cells distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus; RP2 and IR2 strictly parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; no Rspl; only one row of cells between RP1 and RP2 up to the pterostigma, although these two veins are distinctly divergent; RP2 with a distinct kink at the lestine oblique vein "O"; pseudo-IR1 originates on RP1 beneath distal side of pterostigma; one row of cells between pseudo-IR1 and RP1 and two rows of cells between pseudo-IR1 and RP2 (three to four rows of cells near the hind margin); near the wing base there is a distinct anal angle in the hind margin and a two-celled anal triangle, thus it is a male specimen; between anal loop and anal triangle there are only two rows of cells, but no posterior branch of the anal vein; a long and narrow membranule is visible at the hind margin of the anal triangle.

Phylogenetic position. – The relationship of this new species with Proterogomphidae – Cordulagomphinae is documented by the following synapomorphies (compare BECHLY 1996, 1997a): discoidal triangle secondarily unicellular (convergent to Araripegomphidae and numerous extant gomphids); pterostigma covers only two cells; pseudo-IR1 originates on RP1 beneath the distal side of the pterostigma; anal loop longer than wide and only divided into one or two cells; distinct "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) of crossveins in the distal antesubnodal area (except in the most basal genus that is still undescribed); most distal antefurcal crossvein distinctly oblique and most basal postnodal crossvein distinctly slanted towards the nodus (the latter character is reduced in *C. xavieri* and an undescribed new species); only two antefurcal crossveins in both pairs of wings (convergent to Gomphidae sensu BECHLY 1996, 1997a); CuAa with reduced posterior branches in the hindwing (except in the most basal genus that is still undescribed).

This new species shares with *Cordulagomphus (Procordulagomphus) xavieri* the small number of antenodal crossveins in the hindwing (generally not more than four), the unicellular anal loop, the reduced anal area in the hindwing, the strongly reduced cubito-anal area in the hindwing with only three rows of cells and without any visible posterior branches of CuA, and the relatively straight distal side MAb of the discoidal triangle (reversal), especially in the hindwing. These six derived characters probably represent synapomorphies of the two species and thus justify the attribution to the same subgenus *Procordulagomphus* stat. nov. Differences are the two-celled anal triangle (unicellular in *C. xavieri*), the strictly triangular shape of the discoidal triangle (slightly quadrangular in *C. xavieri*), the strongly oblique distal antefurcal crossvein (non-oblique in *C. xavieri*), and the presence of two rows of cells in the anal area of the forewings (only one row of cells in *C. xavieri*). The mentioned differences all seem to be plesiomorphies of *C. senckenbergi* n. sp. relative to the autapomorphic states in *C. xavieri*. The apparently plesiomorphic straight distal antefurcal crossvein of *C. xavieri* is clearly an autapomorphic reversal (contra NEL & ESCUILLIÉ 1994) as documented by the presence of the apomorphic state in *C. senckenbergi* n. sp. and in the most basal (undescribed) genus of Cordulagomphinae (Figs 31–32). NEL & ESCUILLIÉ (1994) mentioned two further potential autapomorphies of *C. xavieri*: quadrangular shape of the discoidal triangle in both pairs of wings of both sexes, and RP1 with a distinct kink at the pterostigmal brace vein. The latter character is also present in numerous specimens of *Cordulagomphus fenestratus* and because of this variability it is of dubious value as diagnostic character. At least in the forewings of one certain specimen of *C. xavieri* (no. 37, National Science Museum Tokyo; ex coll. ms-fossil) the discoidal triangles seem to be normal (triangular instead of quadrangular). On the other hand, female specimen E21 (coll. ms-fossil) has quadrangular triangles in all four wings, and agrees also in all the other characters exactly with the type specimens (this specimen has an extraordinarily well-preserved head and thorax in ventral aspect).

Because of several shared reductions and reversals *Procordulagomphus* seems to be more closely related to *Cordulagomphus fenestratus* than to *Cordulagomphus tuberculatus* CARLE & WIGHTON, 1990 which is the type species of the genus. If this should be correct, the genus *Cordulagomphus* would become paraphyletic unless *C. fenestratus* would be transferred to *Procordulagomphus*. The situation would become even more complicated through the discovery of two new species, of which one (Figs 31–32) clearly represents the most basal member of Cordulagomphinae, while the other (Figs 33–34) seems to be related to *Procordulagomphus,* too (see below). Furthermore, there are no known synapomorphies of *C. fenestratus* and *C. tuberculatus*. To avoid a paraphyletic genus *Cordulagomphus*, and to circumvent the necessity for an undesirable splitting of *Cordulagomphus* into several new monophyletic genera that would still be rather similar to each other, I decided to downrank *Procordulagomphus* from a separate genus to a subgenus of *Cordulagomphus*.

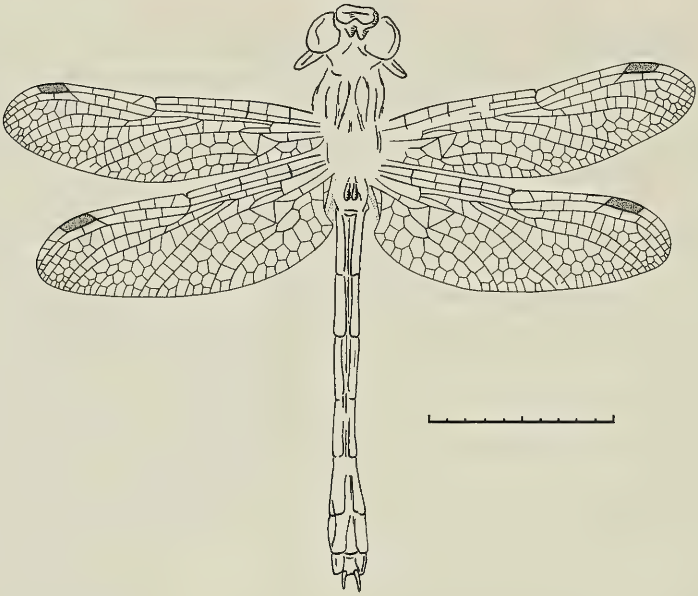


Fig. 6. *Cordulagomphus (Procordulagomphus) senckenbergi* n. sp., ♂ holotype C7 (Senckenberg Mus.). Scale 10 mm.

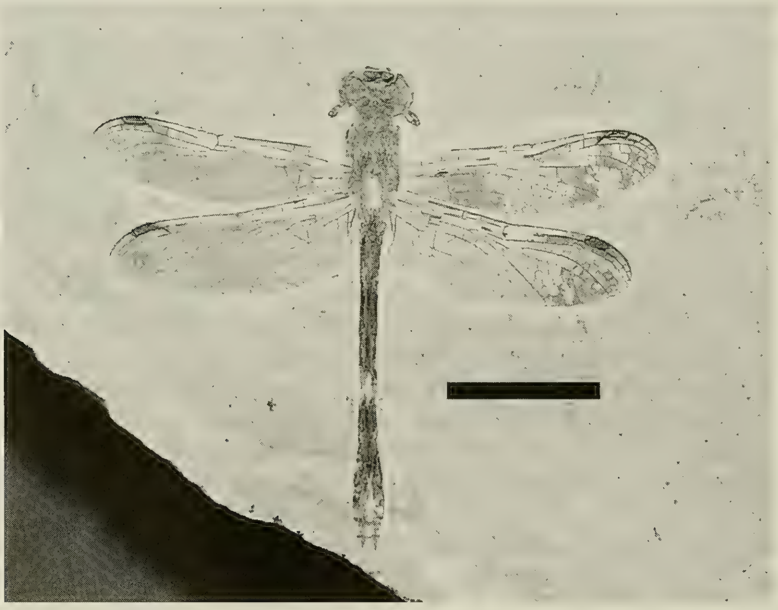


Fig. 7. *Cordulagomphus (Procordulagomphus) senckenbergi* n. sp., ♂ holotype C7 (Senckenberg Mus.). Scale 10 mm.

Suborder Anisoptera SELYS in SELYS & HAGEN, 1854
Euanisoptera BECHLY, 1996
Exophytica BECHLY, 1996
Cavilabiata BECHLY, 1996
Cristotibiata BECHLY, 1997
Brachystigmata BECHLY, 1996
Chlorogomphida BECHLY, 1996
Superfamily Chlorogomphoidea NEEDHAM, 1903 sensu BECHLY 1996

Family Araripephlebiidae n. fam.

Type-genus: *Araripephlebia* n. gen.

Phylogenetic definition. – The most inclusive clade that contains *Araripephlebia mirabilis* n. sp. but none of the type species of the type genera of the anisopteran family-group taxa sensu BECHLY (1996) (stem-based definition according to Phylogenetic Taxonomy sensu DE QUEIROZ & GAUTHIER 1990, 1992). Currently only including *Araripephlebia mirabilis* n. sp.

Diagnosis. – Same as genus, since monotypic.

Autapomorphies: The unique structure of the cubito-anal area with a concave secondary vein (definitely not a midrib of a so-called "italian" anal loop) parallel to the totally unbranched CuA.

Genus *Araripephlebia* n. gen.

Type-species: *Araripephlebia mirabilis* n. sp.

Derivatio nominis: After the type locality (Chapada do Araripe) and the Greek expression for vein.

Diagnosis. – Pterostigmata unbraced and relatively short (only covering two to three cells); pseudo-IR1 originates beneath pterostigma; discoidal triangles transverse in both pairs of wings with the two-celled hindwing discoidal triangle being even more transverse than the unicellular forewing discoidal triangle; subdiscoidal triangle unicellular in both pairs of wings, but larger in the forewing than in the hindwing; hypertriangle free in both pairs of wings, but shorter and wider in the hindwing than in the forewing; only two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2; arculus straight and close to Ax1; Ax2 on the level of basal side of discoidal triangle in forewing; origins of RP and MA distinctly separated at arculus; only one lestine oblique vein "O" two cells distal of subnodus; no Rspl or Mspl; area between RP2 and IR2 somewhat widened distally; RP3/4 and MA parallel up to the hind margin; MP and CuAa strongly curved in the hindwing; area between MP and CuA basally and distally distinctly widened; CuA without any posterior branches; anal loop closed, but small (three to four cells); concave secondary vein in the cubito-anal area, parallel to CuA.

Araripephlebia mirabilis n. sp.

Figs 8–10

Holotype: ♀ specimen no. 49, National Science Museum Tokyo (ex coll. ms-fossil).

Paratypes: Specimen no. 14, Museum of Kitakyushu.

Further material: Specimen no. D45, part of the large exhibition "Santana on Tour 97/98" by ms-fossil in Germany.

Locus typicus: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, northeast Brazil (Maisey 1990).

Stratum typicum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu Martill et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivatio nominis: After the Latin expression for "marvellous" because of the unique wing venation.

Diagnosis. – Same as genus, since monotypic.

Description

Holotype (Figs 8–9): A well-preserved female dragonfly with all four wings outspread (wing span about 72 mm), as well as head and body. Only the legs and the tip of the abdomen are missing. The wings probably have been hyaline.

Head: Width, 5.8 mm; compound eyes large and distinctly approximated, but not touching.

Forewing: Length, 34.2 mm; width at nodus, 8.8 mm; distance from base to nodus, 19.1 mm (the nodus is situated in a relatively distal position at about 56 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 8.9 mm; distance from base to arculus, 3.2 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.6 mm basal of arculus and Ax2 is 3.1 mm distal of Ax1 (somewhat basal of the discoidal triangle); only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2; distal of Ax2 there are about eleven secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP and nine of them between ScP and RA; about eight antesubnodal crossveins (only four visible in the left wing) with a distinct gap directly distal of the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly 1996) directly basal of the subnodus; the secondary antenodal crossveins and the postnodal crossveins are non-aligned; eight postnodal crossveins between nodus and pterostigma; the most basal postnodal crossvein is slanted towards the nodus; no "libellulid gap" (sensu Bechly 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 2.4 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is unbraced and covers about two and a half cells; the arculus is close to Ax1 and only weakly angled; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are distinctly separated at the arculus; the hypertriangle is 5.4 mm long and max. 0.7 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is distinctly curved; the discoidal triangle is transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 2.2 mm (right wing) or 2.0 mm (left wing); length of its costal side, 2.6 mm (right wing) or 2.3 mm (left wing); length of its distal side MAb, 2.7 mm (right wing) or 2.4 mm (left wing); MAb is straight; a distinct pseudo-anal vein PsA delimits an unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.0 mm basal of arculus; anal area max. 2.0 mm wide with two rows of cells; cubito-anal area max. 2.0 mm wide with up to three or four rows of cells; CuA probably with four posterior branches (only three are visible); MP ends on the level of the nodus; basal part of postdiscoidal area with only two rows of cells; the postdiscoidal area is distally widened (width near discoidal triangle, 2.3 mm; width at hind margin, 5.8 mm); no Mspl; RP3/4 and MA slightly undulating and closely parallel with only one row of cells between them, except at the hind margin (two small cells); first branching of RP 5.2 mm (right wing) or 4.8 mm (left wing) basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 1.6 mm and two cells (right wing) or 1.7 mm and two and a half cells (left wing) distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus; the area between RP2 and IR2 is distally widened, but there is only one row of cells between these veins, except near the hind margin (two rows of cells); no Rspl; RP1 and RP2 are basally parallel with only one row of cells between them, but about 3 mm basal of pterostigma the area between these veins widens progressively; pseudo-IR1 originates on RP1 beneath the pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and between pseudo-IR1 and RP2.

Hindwing: Length, 34.1 mm (right wing) or 34.5 mm (left wing); width at nodus, 10.5 mm; distance from base to nodus, 16.0 mm (right wing) or 16.4 mm (left wing) (the nodus is situated basal of midwing at about 47 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 11.8 mm (right wing) or 11.7 mm (left wing); distance from base to arculus, 3.5 mm (right wing) or 4.2 mm (left wing); Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.5 mm basal of arculus and Ax2 is 4.2 mm distal of Ax1 (slightly basal of the level of the distal edge of the discoidal triangle); only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 (aligned in the right wing, but non-aligned in the left wing); distal of Ax2 there are probably six secondary antenodal crossveins (only three or four are visible); only few antesubnodal crossveins are preserved, but there seems to be a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus, and no gap directly distal of the arculus; the secondary antenodal crossveins and the postnodal crossveins are non-aligned; about ten to twelve postnodal crossveins between nodus and pterostigma; the most basal postnodal crossvein is slanted towards the nodus; no "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 2.4 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is unbraced and covers about two to two and a half cells; the arculus is totally straight and close to Ax1; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are distinctly separated at the arculus; the hypertriangle is 3.8 mm long and max. 0.8 mm wide (distinctly wider than in the forewing); the hypertriangle is free and its costal side (MA) is strongly curved; the discoidal triangle is transverse (even more than in the forewing) and divided into two cells below each other; length of basal side of discoidal triangle, 2.2 mm; length of its costal side, 2.4 mm; length of its distal side MAb, 3.0 mm; MAb is straight; the pseudo-anal vein PsA is less distinct than in the forewing; subdiscoidal triangle smaller than in the forewing, but as well unicellular; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.4 mm basal of arculus; anal area max. 8.2 mm wide with about ten rows of cells; cubito-anal area max. 3.7 mm (right wing) or 4.2 mm (left wing) wide with up to five rows of cells; CuA strongly sigmoidally curved and without any branchings (even a CuAb is not visible, so that it is not possible to delimit a "gaff"); anal loop small with three cells in the right wing and four cells in the left wing; concave secondary vein in the cubito-anal area, parallel to CuA (this unique intercalary vein originates and ends in the cross-venation); MP is strongly curved and end basal of the nodus; the area between CuA and MP is basally widened (with two rows of cells), and distally strongly widened, too (with four rows of cells between CuA and MP at the hind margin) (in the left hindwing a part of MP and the hind margin is torn off and folded over the wing!); basal part of postdiscoidal area with only two rows of cells; the postdiscoidal area is strongly widened distally (width near discoidal triangle, 2.4 mm; width at hind margin, 7.3 mm); no Mspl; MA is distally zigzagged; RP3/4

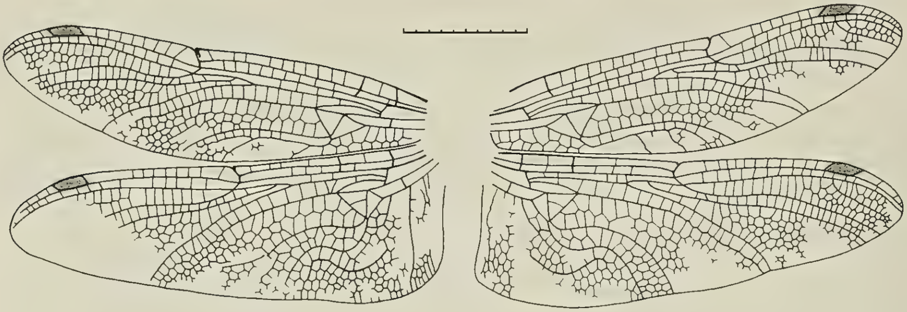


Fig. 8. *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp., ♀ holotype no. 49 (Nat. Sci. Mus. Tokyo). Scale 10 mm.

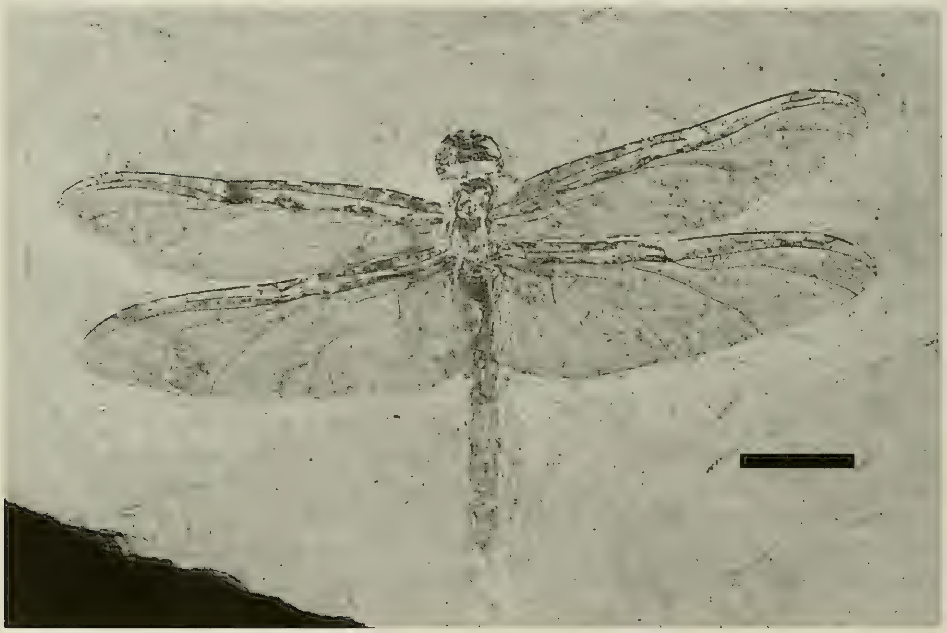


Fig. 9. *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp., ♀ holotype no. 49 (Nat. Sci. Mus. Tokyo). Scale 10 mm.

and MA closely parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; first branching of RP 4.7 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 1.9 mm and three cells distal of subnodus; only one bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus; the area between RP2 and IR2 is distally widened, but there is only one row of cells between these veins, except near the hind margin (two rows of cells); no Rspl; RP1 and RP2 are basally parallel with only one row of cells between them, but about 4 mm basal of the pterostigma the area between these veins widens progressively; pseudo-IR1 originates on RP1 beneath the pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and between pseudo-IR1 and RP2; the basal hind margin is rounded without an anal angle, and there is no anal triangle either, thus it almost certainly is a female specimen; a membranule is not visible.

Paratype no. 14: A thorax fragment with three legs and a single right forewing (length, 34.2 mm) with almost identical wing venation to the forewing of the holotype.

Forewing: Length, 34.2 mm; width at nodus, 8.1 mm; distance from base to nodus, 19.1 mm (the nodus is situated in a relatively distal position at about 56 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 9.2 mm; distance from base to arculus, 4.5 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 1.1 mm basal of arculus and Ax2 is 3.6 mm distal of Ax1 (on the level of the basal side of the discoidal triangle); only one non-aligned secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2; distal of Ax2 there are thirteen secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP, but only eight of them between ScP and RA; only five antesubnodal crossveins are present with a distinct gap directly distal of the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus; the secondary antenodal crossveins and the postnodal crossveins are non-aligned; eight postnodal crossveins between nodus and pterostigma; the most basal postnodal crossvein is slanted towards the nodus just like the most distal costal antenodal crossvein; no "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 2.4 mm long and max. 0.9 mm wide; the pterostigma is unbraced and covers hardly more than two cells; the distal side of the pterostigma is much more oblique than the basal side; the arculus is closer to Ax1 and only weakly angled; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are distinctly separated at the arculus; the hypertriangle is 4.9 mm long and max. 0.7 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is distinctly curved; the discoidal triangle is transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 2.0 mm; length of its costal side, 2.5 mm; length of its distal side MAb, 2.6 mm; MAb is straight; a distinct pseudo-anal vein PsA delimits an unicellular subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.6 mm basal of arculus; anal area max. 1.9 mm wide with two rows of cells; cubito-anal area max. 1.6 mm wide with up to three rows of cells; CuA probably with five posterior branches (only faintly preserved); MP ends on the level of the nodus; the cross-venation in the basal part of the postdiscoidal area is not preserved; the postdiscoidal area is distally widened (width near discoidal triangle, 2.1 mm; width at hind margin, 6.0 mm); no Mspl, but to convex intercalary veins are visible in the distal part of the postdiscoidal area; RP3/4 and MA slightly undulating and closely parallel with only one row of cells between them; first branching of RP 4.8 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 2.0 mm and slightly more than two cells distal of subnodus; only one bridge crossvein visible between RP2 and IR2 basal of subnodus; the area between RP2 and IR2 is distally somewhat wider than basally, but there is only one row of cells between these veins; no Rspl, but at least one convex intercalary vein is visible in the distal part of the area between IR2 and RP3/4; RP1 and RP2 are basally parallel with only one row of cells between them, but about 1.0 mm basal of pterostigma the area between these veins widens progressively; pseudo-IR1 originates on RP1 beneath the distal part of the pterostigma; two rows of cells between pseudo-IR1 and RP1 and two to three rows between pseudo-IR1 and RP2.

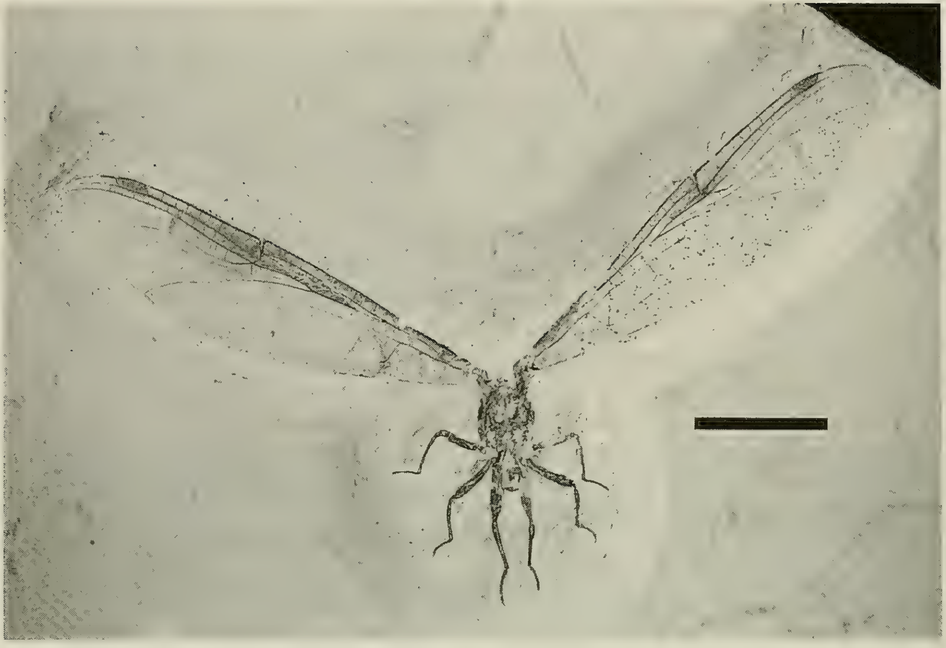


Fig. 10. *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp., paratype D45 (ms-fossil). Scale 10 mm.

Specimen no. D45 (Fig. 10): Two well-preserved forewings (length, 34.0 mm) in connection with the thorax, and all six legs. The wing venation is nearly identical to the holotype. However, there are two intercalary veins visible in the distal postdiscoidal area and three such veins in the area between IR2 and RP3/4. The apparent absence of these intercalary veins in the holotype is most probably due to an artifact of preservation.

Phylogenetic position. – This new family shares with all Exophytica (= Gomphides + Cavilabiata) the presence of only one lestine oblique vein "O". Although this is a homoplastic and thus rather weak character, it is the single known autapomorphy in the wing venation of Exophytica (Bechly 1996, 1997a). Within Exophytica the Araripephlebiidae n. fam. share the presence of a so-called "cordulegastrid gap" as derived similarity with Cavilabiata (= Cordulegastrida + Cristotibiata) (convergent to Gomphaeschnidae, Araripegomphidae and Cordulagomphinae). Derived similarities with Cristotibiata (= Neopetaliidae + Brachystigmata) are the non-parallel sided pterostigmata (distal side more oblique than basal side) which are less than eight times longer than wide, and the shortened CuA in the hindwing with not more than five posterior branches (incl. CuAb). A relationship with Brachystigmata (= Chlorogomphida + Eurypalpida) is documented by the following putative synapomorphies: pterostigmata short, covering not more than two or three cells; pterostigmal brace vein displaced or reduced; MP more strongly curved in the hindwing and thus shortened; CuA more strongly curved in the hindwing and thus further shortened with not more than four posterior branches (incl. CuAb); nodus shifted in a more distal position in the forewing; arculus straight with a shortened posterior part; RP3/4 and MA parallel with only one row of cells between them up to the hind margin.

Within Brachystigmata the evidence from the characters is unfortunately somewhat conflicting, since there are derived similarities with Chlorogomphida, as well as with Eurypalpida (= Libelluloidea auct.). The putative synapomorphies with Chlorogomphida are: area between MP and CuA basally widened with two rows of cells; discoidal triangle more transverse in the hindwing than in the forewing; shape of the subdiscoidal triangle in the hindwing which is distinctly slanted towards the hind margin (correlated with the transverse shape of the discoidal triangle). Derived similarities with Eurypalpida include: CuA with not more than two posterior branches; costal side of hypertriangle distinctly curved, especially in the hindwing; Ax1 and Ax2 relatively close together with not more than one secondary antenodal crossvein between them.

While the mentioned similarities with Eurypalpida mostly include homoplastic characters that are partly also known from quite distantly related taxa (e.g. Gomphides), the putative synapomorphies with Chlorogomphida can be regarded as stronger evidence. Especially the hindwing discoidal triangle being more transverse than that of the forewing is a unique derived similarity with all extant Chlorogomphoidea which is not known from any other dragonflies. Therefore, Araripephlebiidae n. fam. probably represent the sister-group of extant Chlorogomphoidea. The derived similarities with Eurypalpida are better explained as convergences and parallelisms. The probable relationship of this new taxon with Chlorogomphoidea is of particular interest, since the distribution of all extant Chlorogomphoidea is restricted to East Asia. The other known putative stem-group representatives of chlorogomphids (viz Hemeroscopidae and maybe Valdicorduliidae) have an Old World distribution, too, except the fossil dragonfly described below as first fossil record and first New World record of Chlorogomphoidea s. str. However, because of the mentioned conflicting evidence the attribution of Araripephlebiidae to Chlorogomphida still has a somewhat preliminary status.

Suborder Anisoptera Selys in Selys & Hagen, 1854
Euanisoptera Bechly, 1996
Exophytica Bechly, 1996
Cavilabiata Bechly, 1996
Cristotibiata Bechly, 1997
Brachystigmata Bechly, 1996
Paneurypalpida Bechly, 1996
Family Araripelibellulidae Bechly, 1996

Genus *Cratocordulia* n. gen.

Type-species: *Cratocordulia borschukewitzi* n. sp.
Derivatio nominis: After the town of Crato and the genus *Cordulia*.

Diagnosis. – Similar to *Araripelibellula martinsnetoi* Nel & Paicheler, 1994, the only other libelluloid from the Crato Formation, but differing in the following characters: distinctly bigger size (wing length about 24–25 mm); Ax2 is basal of the forewing discoidal triangle; the forewing arculus is straight; the sectors of the arculus have a common origin at the arculus in both pairs of wings; and the anal loop is longer and four-celled; no posterior branch of anal vein between anal loop and basal margin in the female hindwing; veins MA and IR2 are distally zigzagged; higher number of postnodal and postsubnodal crossveins in both pairs of wings; the pterostigmal brace vein is slightly displaced distally; less distinct intercalary veins between IR2 and RP3/4 and between MA and MP in the hindwing.

Cratocordulia borschukewitzi n. sp.

Figs 11–12

Holotype: ♀ specimen C5, Muséum Nationale d'Histoire Naturelle in Paris (Laborat. Paleont.).

Locus typicus: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, northeast Brazil (Maisey 1990).

Stratum typicum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu Martill et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivatio nominis: After Dr Reiner Borschukewitz (Offenburg) who donated the holotype and a collection of about 90 further interesting fossil insects from the Crato Formation to the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris.

Diagnosis. – Same as genus, since monotypic.

Description

Holotype (Figs 11–12): A female dragonfly with all four wings outspread. The wings are very well-preserved, only the apices of the right pair of wings are missing. Head, legs, and most of the abdomen are missing, only the thorax and the basal abdominal segments are preserved, but rather useless. The wings probably have been hyaline, although there might have been a dark coloration in the basal and costal parts of the wing.

Forewing: Length, 25.1 mm; width at nodus, 6.7 mm; distance from base to nodus, 14.5 mm (the nodus is situated in a relatively distal position at about 58 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 6.2 mm; distance from base to arculus, 3.4 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.8 mm basal of arculus and Ax2 is only 2.3–2.4 mm distal of Ax1 (even slightly basal of basal side of discoidal triangle); no secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2; distal of Ax2 there are only two secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP, strictly aligned with the two corresponding antenodals between ScP and RA; only one or two antesubnodal crossveins in the middle of the antesubnodal area with a distinct gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu Bechly 1996) directly basal of the subnodus; four postnodal crossveins between nodus and pterostigma, non-aligned with the three corresponding postsubnodal crossveins; distinct "libellulid gap" (sensu Bechly 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 1.7 mm long and max. 0.6 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers only a half cell; the pterostigmal brace vein is slightly distally displaced, thus not exactly aligned with the basal margin of the pterostigma; RA is not distinctly broadened along the pterostigma; arculus is totally straight; bases of veins RP and MA (sectors of arculus) with a common origin at the arculus; the hypertriangle is 3.6 mm long and max. 0.5 mm wide; the hypertriangle is free and its costal side (MA) is distinctly curved; discoidal triangle transverse and free; length of basal side of discoidal triangle, 1.8 mm; length of its costal side, 1.8 mm; length of its distal side MAb, 2.1 mm; MAb is distinctly angled; a very well-defined pseudo-anal vein PsA (= AA0) delimits an unicellular subdiscoidal triangle; the hind margin of the subdiscoidal triangle is angled; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing and PsA); CuP-crossing is 1.0 mm (right wing) or 0.7 mm (left wing) basal of arculus; anal area max. 1.5 mm wide with two rows of cells; cubito-anal area max. 1.3 mm wide with two rows of cells; CuA with five to six posterior branches; MP ends somewhat distal of the level of the nodus; basal postdiscoidal area with only one row of cells; postdiscoidal area narrow, distally even more narrow than basally (width near discoidal triangle, 1.6 mm; min. distal width., 0.9 mm; width at hind margin, 1.1 mm in the right wing and 1.7 mm in the left wing); no Mspl and no other intercalary veins in the postdiscoidal area; RP3/4 and MA are somewhat undulating, but parallel with only one row of cells between them, except at the hind margin (two cells); distal part of MA zigzagged; first branching of RP ("midfork") 4.2 mm (right wing) or 4.0 mm (left wing) basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; distal part of IR2 zigzagged; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 1.4 mm and one and a half cells distal of subnodus; no bridge crossveins between RP2 and IR2 basal of subnodus; the area between RP2 and IR2 is very narrow at the oblique vein "O, but distinctly widened distally; there is only one row of cells between RP2 and IR2, except at the hind margin (two cells); no Rspl; RP1 and RP2 basally relatively parallel with only one row of cells between them, even below pterostigma; pseudo-IR1 is weakly defined and originates on RP1 below distal side of pterostigma; one row of cells between pseudo-IR1 and RP1 and between pseudo-IR1 and RP2 respectively.

Hindwing: Length, 24.2 mm; width at nodus, 8.4 mm; distance from base to nodus, 9.8 mm (the nodus is situated basal of midwing at about 40 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 10.2 mm (right wing) or 9.6 mm (left wing); distance from base to arculus, 3.2 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.2–0.3 mm basal of arculus and Ax2 is 2.5 mm distal of Ax1 (about the level of the distal edge of the discoidal triangle); no secondary antenodal crossveins between Ax1 and Ax2; distal of Ax2 there is only secondary antenodal crossveins between the costal margin and ScP which is strictly aligned with the corresponding antenodal between ScP and RA; only one antesubnodal crossvein in the middle of the antesubnodal area with a distinct gap near the arculus and a long "cordulegastrid gap" (sensu BECHLY 1996) directly basal of the subnodus; five (right wing) or six (left wing) postnodal crossveins between nodus and pterostigma, non-aligned with the four corresponding postsubnodal crossveins; distinct "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) of the postsubnodal crossveins directly distal of the subnodus; the pterostigma is 1.7 mm long and max. 0.6 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers only a half cell; the pterostigmal brace vein is slightly distally displaced, thus not exactly aligned with the basal margin of the pterostigma; RA is not distinctly broadened along the pterostigma; arculus is close to Ax1 and totally straight; the bases of RP and MA (sectors of arculus) have a common origin at the arculus; the hypertriangle is 2.2 mm long and max. 0.4 mm wide (distinctly shorter than in the forewing); the hypertriangle is free and its costal side (MA) is very strongly curved; the discoidal triangle is free and less transverse than in the forewing; length of basal side of discoidal triangle, 1.3 mm; length of its costal side, 1.9 mm; length of its distal side MAb, 1.9 mm; the costal side of the discoidal triangle is distinctly curved; MAb is straight; pseudo-anal vein PsA is lacking (completely suppressed), thus there is no defined subdiscoidal triangle; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing, 1.1 mm basal of arculus); anal area max. 6.1 mm wide with about five rows of cells; cubito-anal area max.

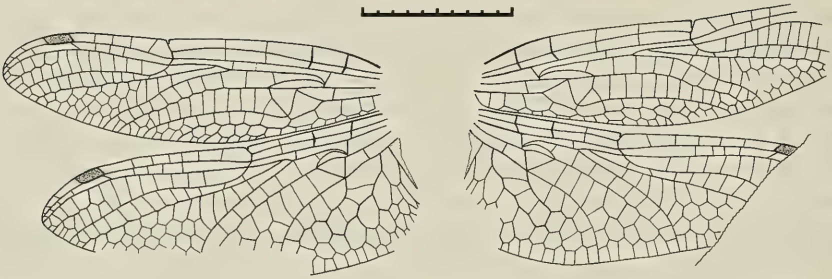


Fig. 11. *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp., ♀ holotype C5 (MNHN). Scale 10 mm.

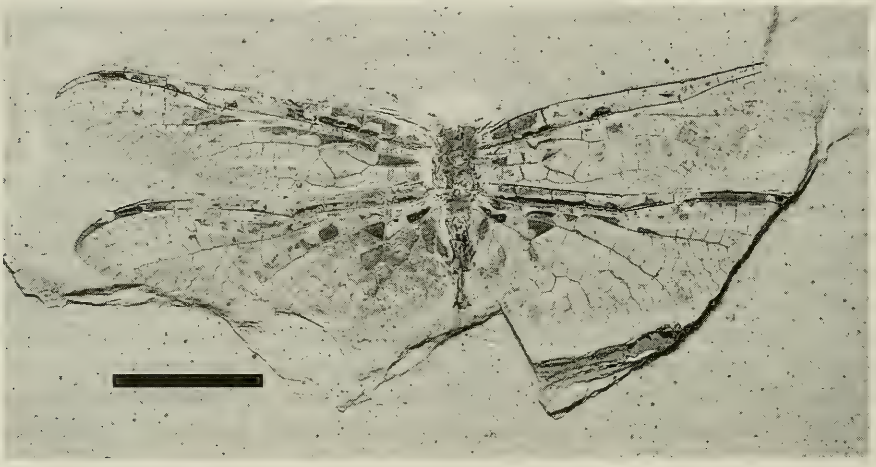


Fig. 12. *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp., ♀ holotype C5 (MNHN). Scale 10 mm.

3.4 mm wide with three rows of cells; CuAa strongly curved and thus very short with only a single dichotomic branching into CuAb and CuAa (CuAa without any posterior branches); CuAb and CuAa strongly zigzagged; subdiscoidal veinlet strongly reduced; "gaff" very long and curved; anal loop well-defined, very elongate (max. length, 6.1 mm), and with a single row of four cells (quite similar to the extant species *Austrophya mystica* Tillyard 1909); MP is strongly curved and thus shortened, ending somewhat basal of level of nodus; the area between CuA and MP is basally somewhat wider than distally, but always with only one row of cells; only one row of cells in the basal part of the postdiscoidal area; the postdiscoidal area is distally strongly widened (width near discoidal triangle, 1.6 mm; width at hind margin, 4.7 mm); no Mspl, but an indistinct intercalary vein in the distal part of the postdiscoidal area; RP3/4 and MA relatively straight and parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; distal part of MA is zigzagged; first branching of RP 3.0 mm basal of subnodus (second branching of RP); IR2 originates on RP1/2; distal part of IR2 is zigzagged; RP2 aligned with subnodus; only one lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2, 1.9 mm and one and a half cells distal of subnodus;

no bridge crossvein between RP2 and IR2 basal of subnodus; the area between RP2 and IR2 is very narrow at the oblique vein "O, but distinctly widened distally; there is only one row of cells between RP2 and IR2, except at the hind margin (two cells); no Rspl; RP1 and RP2 basally parallel with only one row of cells between them, even below pterostigma; pseudo-IR1 is weakly defined and originates on RP1 below distal side of pterostigma; one row of cells between pseudo-IR1 and RP1 and between pseudo-IR1 and RP2 respectively; the area of the potential anal angle is not preserved; there is no anal triangle (thus it is a female specimen, soince the male anal triangle is only reduced in crown-group Libellulidae, but not in the "corduliid" grade); no posterior branch of anal vein between anal loop and basal wing margin; a long membranule is visible.

Phylogenetic position. – This new genus and species is only known by the holotype. There are several derived similarities with *Araripelibellula martinsnetoi* (new specimen B39, coll. ms-fossil; Fig. 13): only one or two antesubnodal crossveins; only two to three secondary antenodal crossveins distal of Ax2; costal side of hypertriangle very strongly curved in the hindwing; area between RP2 and IR2 very narrow near the oblique vein "O", but more distally distinctly widened; elongate and narrow shape of the anal loop with only one row of cells; costal side of discoidal triangle distinctly curved (convergent to the extant species *Neophya rutherfordi* SELYS, 1881; contra NEL & JARZEMBOWSKI & ROSS in press); postdiscoidal area very narrow in the forewing (distal part even narrower than basal part) with only one row of cells; PsA suppressed in the hindwing (convergent to many crown-group Eurypalpida).

The numerous synapomorphies with Cavilabiata, Brachystigmata and Eurypalpida (= Libelluloidea auct.) include the following important characters: long "cordulegastrid gap" and "libellulid gap" (sensu BECHLY 1996) in both pairs of wings; distal position of nodus in the forewing; short pterostigmata in both pairs of wings; the approximated primary antenodal crossveins Ax1 and Ax2; very basal position of Ax2 in the forewing; and the curved costal side of the hypertriangles; straight arculus (at least in the hindwing); subdiscoidal veinlet strongly reduced in the hindwing; elongated "gaff" in the hindwing; CuA with only one dichotomic branching in the hindwing; MP and CuA strongly curved and shortened in the hindwing.

The following plesiomorphies of *Araripelibellula martinsnetoi* seem to contradict a position of Araripelibellulidae within the crown-group of Eurypalpida: Ax2 not situated basal of the discoidal triangle in the forewing; arculus still angled in the forewing; origins of RP and MA (sectors of arculus) still distinctly separated at the arculus in both pairs of wings; anal loop relatively small with only two cells; the pterostigmal brace vein is strictly aligned with the basal side of the pterostigma.

Unfortunately the discovery of *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp. introduces some conflicting evidence, since it shows the same derived states like all extant Eurypalpida: Ax2 is basal of the forewing discoidal triangle; the forewing arculus is straight; the sectors of the arculus have a common origin at the arculus in both pairs of wings; and the anal loop is longer and four-celled; the pterostigmal brace vein is distally displaced in all wings. If these five derived similarities with extant Eurypalpida would be interpreted as synapomorphies, the five derived similarities with *Araripelibellula* would have to be interpreted as convergences in the new genus, or as reversals in all extant Eurypalpida. On the other hand, if the five derived similarities with *Araripelibelula* are interpreted as synapomorphies, the five derived simi-

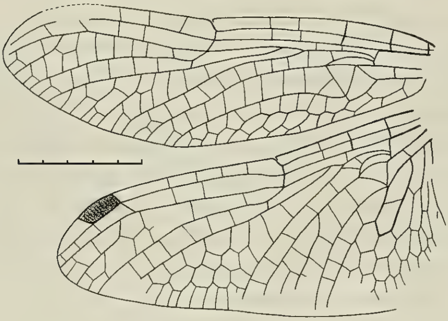


Fig. 13. *Araripelibellula martinsnetoi*, ♀ specimen B39 (ms-fossil). Scale 5 mm.

larities with Eurypalpida would have to be regarded as convergences in the new genus, or as reversals in *Araripellibelula*.

Obviously some wing venational characters either evolved several times by convergence, or have been reduced several times by convergence within Eurypalpida. This irritating homoplasy of the wing venational characters renders a phylogenetic analysis of the referring fossil dragonflies rather difficult, since unfortunately wing venation often is the only character complex that is sufficiently well-preserved in fossil dragonflies. Regarding the considerable amount of conflicting evidence, a mere numerical analysis of the character pattern with computer parsimony algorithms does not appear to be a satisfying solution at all. However, after careful consideration and weighting of the referring characters I preliminarily advocate a closer relationship of *Cratocordulia* n. gen. with *Araripelibellula* than with extant Eurypalpida. Several symplesiomorphies of the two genera, e.g. the anal loop without midrib, clearly show that they are no Libellulidae, but very basal members of the "corduliid" grade. Probable autapomorphies of *Cratocordulia borschukewitzti* n. gen. et n. sp. are the distally zigzagged veins MA and IR2, the distinctly angled distal side MAb of the forewing discoidal triangle, and the very short pterostigmata that only cover a half cell.

Contrary to Aeschnidiidae, Aeshnoptera and Gomphides, no larval Cavilabiata are known from the Crato Formation. A potential reason for this surprising absence could be the circumstance that most Eurypalpida are adapted to lentic or even lacustrine freshwater habitats, and therefore are rather unlikely to become displaced into a brackish lagoon.

Suborder Zygoptera SELYS, 1854
Euzygoptera BECHLY, 1996
Lestomorpha BECHLY, 1996
Family Hemiphlebiidae TILLYARD, 1926

Genus *Parahemiphlebia* JARZEMBOWSKI et al., in press

Parahemiphlebia mickoleiti n. sp.
Figs 14–16

Holotype: Specimen without number (Amer. Mus. Nat. Hist., New York), labelled «AMNH New and undescribed dragonfly / Crato Member – Santana Formation / Lower Cretaceous / Casa de Pedra, Araripe Plateau, Brazil» and «$800 / Geological Enterprises Inc., Box 996, Ardmore, Oklahoma 73402 / ordered by Herb Axelrod from Donna Cummings, Geol. Enterprises, Inc.».

Paratype: ♀ specimen no. SMNS 63072 (Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart).

Further material: Specimens nos D1 (?) and D22 (coll. ms-fossil).

Locus typicus: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda (Casa de Pedra), southern Ceará, north-east Brazil (MAISEY 1990).

Stratum typicum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu MARTILL et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivatio nominis: After my admired teacher Dr GERHARD MICKOLEIT (Tübingen).

Diagnosis. – One of the smallest odonates of all times with an average wing length of about 9 mm (only certain specimens of a few species of the extant damselfly genus *Agriocnemis* have a similar tiny size). The wing venation is very similar to *Parahemiphlebia cretacica* with the following few differences: pterostigmal brace vein not extremely oblique (plesiomorphy); only four postnodal crossveins and three postsubnodal crossveins (autapomorphy); IR1 originates beneath the distal side of the pterostigma (autapomorphy).

Description

Holotype (Figs 14–15): Plate and counter-plate of a well-preserved and nearly complete damselfly, of which only three legs and the tip of the abdomen are missing. The right hindwing is twisted.

Body: The head is max. 3.0 mm wide and 1.5 mm long; the compound eyes are distinctly separated (distance, 0.8 mm), and partly even the structure of the ommatidia is still visible; length of profemur, 1.6 mm; length of protibia, 1.6 mm; width of abdomen, 1.0 mm (length unknown, since the distal end of the abdomen is not preserved). Since the anal appendages and genital organs are not preserved it is not possible to determine the sex of this specimen. The coloration of the body is not preserved. The wings probably have been hyaline.

Forewing: Length, 9.9 mm; width at wing base, 0.7 mm; width at nodus, 1.9 mm; max. width (between nodus and pterostigma), 2.3 mm; distance from base to nodus, 4.3 mm (the nodus is situated at about 43 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 4.1 mm; distance from base to arculus, 1.9 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.7 mm basal of arculus and Ax2 is hardly 0.7 mm distal of Ax1; no secondary antenodal crossveins; no antesubnodal crossveins; four postnodal crossveins between nodus and pterostigma, non-aligned with the four postsubnodal crossveins; the pterostigma is very short (0.5 mm long and max. 0.3 mm wide); the pterostigma is distinctly braced and covers exactly one cell; the margins of the pterostigma are not distinctly broadened; three postnodal crossveins distal of pterostigma; the arculus is slightly (about 0.1 mm) distal of Ax2 in both forewings; the posterior part of the arculus is missing, so that the discoidal cell is basally open; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are distinctly separated at the arculus; the distal discoidal vein MAb is 0.5 mm long, concavely curved, and aligned with the arculus; there is a weak angle between arculus and MAb; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing, on the level of Ax1); anal area max. 0.3 mm wide with one row of cells; cubito-anal area max. 0.3 mm wide with one row of cells; CuA zigzagged; although the subdiscoidal veinlet is aligned with MAb, there is a distinct angle between these two veins, since the subdiscoidal veinlet is slanted towards the wing base; MP is distinctly bent directly distal of the discoidal cell, and ends between nodus and pterostigma and several apical pseudo-branches; postdiscoidal area narrow with only one row of cells up to the hind margin; MA distally zigzagged and ending between nodus and pterostigma; RP3/4 and MA distally divergent, but always only one row of cells between them; RP3/4 ends on the level of the distal side of the pterostigma and has about four apical pseudo-branches; first branching of RP 0.9 mm basal of subnodus; IR2 originates 0.3 mm basal of subnodus in the left forewing, but is aligned with the subnodus in the right forewing (thus no bridge crossveins); IR2 ends somewhat distal of pterostigma; nodal crossvein and subnodus are oblique; RP3/4 and IR2 are parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; RP2 originates between nodus and pterostigma, obviously in a rather variable position (1.8 mm distal of subnodus in the right wing, but only 1.3 mm distal of subnodus in the left wing); no lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2; RP2 and IR2 are parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; RP1 with a distinct kink at the pterostigmal brace vein, resulting in a distally widened substigmal cell; RP1 and RP2 divergent, but with only one row of cells between them up to the level of the pterostigma; IR1 originates in the cross-venation below the distal part of the pterostigma; one row of cells between IR1 and RP1 and between IR1 and RP2; RA and RP1 converging towards the wing apex; the wing base is narrow, but not petiolated (AA' and AA"+AP are not fused, so that the anal area reaches up to the wing base); there is only one crossvein in the anal area.

Hindwing: Length, 9.1 mm; width at wing base, 0.5 mm; width at nodus, 2.1 mm; max. width (between nodus and pterostigma), 2.4 mm; distance from base to nodus, 3.7 mm (the nodus is situated at about 40 % of the wing length); distance from nodus to pterostigma, 3.5 mm; distance from base to arculus, 1.7 mm; Ax1 and Ax2 are aligned and stronger than the other antenodals (bracket-like); Ax1 is 0.7 mm basal of arculus and Ax2 is 0.7 mm distal of Ax1; no secondary antenodal crossveins; no antesubnodal crossveins; four postnodal crossveins between nodus and pterostigma, non-aligned with the three postsubnodal crossveins; the pterostigma is 0.5–0.6 mm long and max. 0.3 mm wide; the pterostigma is distinctly braced and covers exactly one cell; the margins of the pterostigma are not distinctly broadened; three postnodal crossveins distal of pterostigma; the arculus is aligned with Ax2; the posterior part of the arculus (= basal discoidal crossvein) is present, so that the discoidal cell is basally closed; the origins of RP and MA (sectors of arculus) are distinctly separated at the arculus; the discoidal cell is max. 0.7 mm long and max. 0.4 mm wide (= length of basal discoidal crossvein); the distal discoidal vein MAb is 0.5 mm long, concavely curved, and originates 0.3 mm distal of arculus; basal space free; cubital cell free (except for CuP-crossing, 0.3 mm basal of arculus); anal area max. 0.3 mm wide with

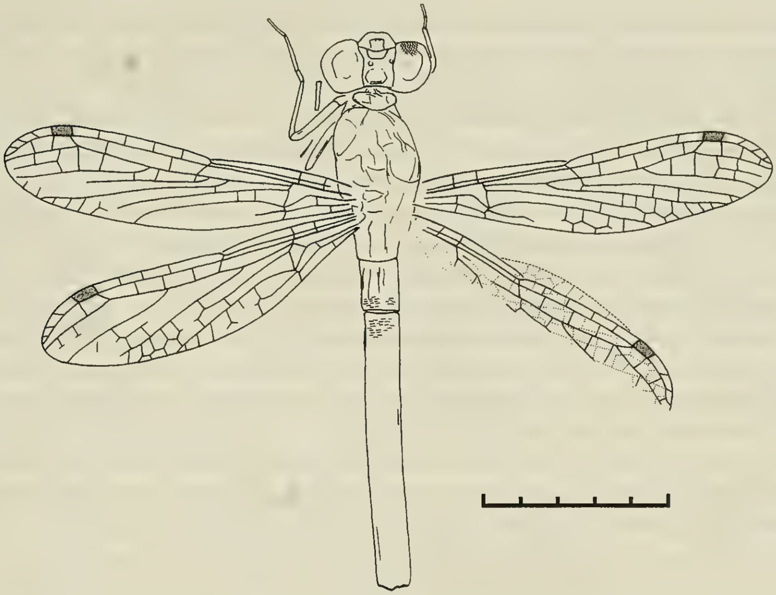


Fig. 14. *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp. (combined from plate and counter-plate), holotype AMNH without number. Scale 5 mm.

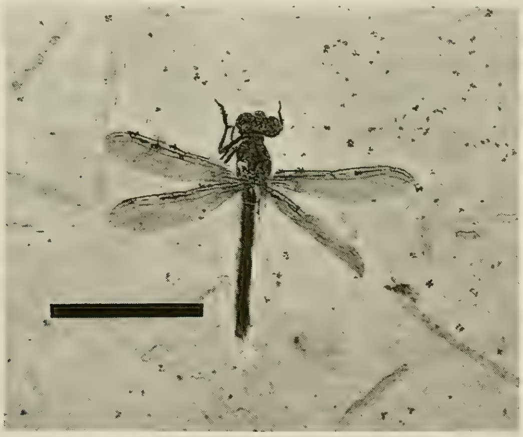


Fig. 15. *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp., holotype AMNH without number. Scale 10 mm.

one row of cells; cubito-anal area max. 0.3 mm wide with one row of cells; CuA zigzagged; although the subdiscoidal veinlet is aligned with MAb, there is a distinct angle between these two veins, since the subdiscoidal veinlet is slanted towards the wing base; MP is distinctly bent directly distal of the discoidal cell, and ends between nodus and pterostigma and has several apical pseudo-branches; postdiscoidal area narrow with only one row of cells up to the hind margin; MA distally zigzagged and ending somewhat basal of the level of the pterostigma; RP3/4 and MA with only one row of cells between them; the apical part of RP3/4 is not preserved; first branching of RP 0.7 mm basal of subnodus; the base of IR2 is only preserved in the right hindwing (left hindwing of counter-plate) and originates 0.1 mm distal of subnodus; the distal part of IR2 seems to be zigzagged; nodal crossvein and subnodus are oblique; RP3/4 and IR2 seem to be parallel with only one row of cells between them up to the hind margin; RP2 originates between nodus and pterostigma (1.4–1.5 mm distal of subnodus); the area of the potential lestine oblique vein "O" between RP2 and IR2 is not preserved, but probably there was none as in the forewing; RP2 and IR2 with only one row of cells between them; RP1 with a distinct kink at the pterostigmal brace vein, resulting in a distally widened substigmal cell; RP1 and RP2 divergent, but with only one row of cells between them up to the level of the pterostigma; IR1 is not preserved, but must have originated distal of the pterostigma; RA and RP1 converging towards the wing apex; the wing base is narrow, but not petiolated (AA' and AA"+AP are not fused, so that the anal area reaches the wing base); there is only one crossvein in the anal area.

Paratype (Fig. 16): A well-preserved female damselfly, of which only the wing tips and the distal half of the abdomen are missing. The specimen is preserved in lateral aspect, so that the two pairs of wings are folded over each other.

Body: The head is max. 2.8 mm wide and 0.9 mm long; the compound eyes are distinctly separated (distance, 0.8 mm); a distinct suture is visible between vertex and occiput; all three ocelli are visible; the pterothorax is max. 2.5 mm long and 2.2 mm high, and has a distinctly developed interpleural suture; the skewness of the pterothorax is about 25°, measured as angled between thoracic sutures and abdominal axis; length of protibia, 1.3 mm; of mesofemur, 1.9; of mesotibia, 1.8 mm; of metafemur, 2.9 mm; of metatibia, 2.3 mm; width of abdomen, about 1.0 mm. Although preserved in lateral aspect, there is no secondary genital apparatus visible on the second and third abdominal segment, thus it is most probably a female specimen.

Wings: The wing length (hindwing only 8.9 mm long) and the wing venation is very similar to the holotype with the following differences: MA is not distally zigzagged; the arculus is exactly aligned with Ax2 in both pairs of wings; IR2 is exactly aligned with the subnodus in both pairs of wings.

Specimen D22: A complete, but not very well-preserved damselfly. The body length is 18.8 mm and the wing length is about 9 mm. The discoidal cell is basally open in the forewing, and the pterostigmal region is identical with the holotype and

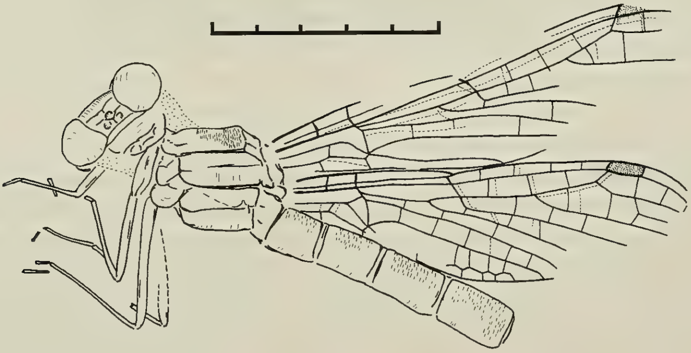


Fig. 16. *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp., ♀ paratype SMNS 63072. Scale 5 mm.

paratype, too. A secondary genital apparatus is clearly visible on the second abdominal segment, thus it is a male specimen. The cerci are relatively long (length, nearly 1 mm).

Phylogenetic position. – This new species shares the following characters with *Parahemiphlebia cretacica* JARZEMBOWSKI et al., in press and the extant relict species *Hemiphlebia mirabilis* SELYS, 1868: distinct suture between vertex and occiput (symplesiomorphy); discoidal cell basally open in forewing (symplesiomorphy; among extant Odonata only preserved in the two species *Chorismagrion risi* MORTON, 1914 and *Hemiphlebia mirabilis*); postnodal- and postsubnodal crossveins non-aligned (symplesiomorphy, also preserved in calopterygoid damselflies); lestine oblique vein "O" suppressed (potential synapomorphy with Hemiphlebiidae, but very homoplastic); very small body size and wing length (potential synapomorphy with Hemiphlebiidae); only five to seven postnodal crossveins (potential synapomorphy with Hemiphlebiidae); no intercalary veins, except IR1 and IR2 (potential synapomorphy with Hemiphlebiidae); petiolation of wing base reduced (potential synapomorphy with Hemiphlebiidae). The remarkably short and stout basal abdominal segments probably represent a further symplesiomorphy with *Hemiphlebia*, since this state is more similar to Epiophlebiidae and Anisoptera than to other damselflies.

Several synapomorphies with *Parahemiphlebia cretacica* justify an attribution to the same genus, such as the very distinct kink of RP1 at the pterostigmal brace vein, and the more strongly reduced petiolation with totally unfused veins AA' and AA"+AP (sensu BECHLY 1996). A further derived similarity is the distinct bend of MP directly distal of the tip of the discoidal cell, but this could rather represent a derived ground-plan character of Lestomorpha (sensu BECHLY 1996) that was convergently reduced in *Hemiphlebia* and *Cretacoenagrion* JARZEMBOWSKI, 1990 (contra BECHLY 1996). The pterostigmal brace vein not being extremely oblique is a plesiomorphy of this new species relative to the autapomorphic state in *Parahemiphlebia cretacica*. Autapomorphies of the new species are the small number of only four postnodal crossveins and three postsubnodal crossveins, and the very short vein IR1, since the latter originates basal of the pterostigma in *Parahemiphlebia cretacica* and *Hemiphlebia mirabilis*.

Suborder Zygoptera SELYS, 1854
Euzygoptera BECHLY, 1996
Familia incertae sedis (probably Hemiphlebiidae)

Genus *Cretarchistigma* JARZEMBOWSKI et al., in press

Cretarchistigma(?) *essweini* n. sp.

Figs 17–18

Holotype: ♀ specimen no. SMNS 63071 (Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart).

Paratypes: ♀ specimens nos 51 and no. 1007 (National Science Museum Tokyo; ex coll. ms-fossil); ♀ specimen no. 101 (Museum of Kitakyushu; ex coll. ms-fossil).

Further material: Specimen without number (Staatl. Museum f. Naturkunde, Karlsruhe); specimens nos B9 (relatively poorly preserved specimen that meanwhile seems to be "disappeared"), C24, C28 / C29 (?), D52 (?), D53, and E26 (all in coll. ms-fossil).

Locus typicus: Chapada do Araripe, vicinity of Nova Olinda, southern Ceará, northeast Brazil (MAISEY 1990).

Stratum typicum: Lower Cretaceous, Upper Aptian, Crato Formation – Nova Olinda Member (sensu MARTILL et al. 1993; = Santana Formation – Crato Member auct.).

Derivatio nominis: After my gifted fellow student Dipl. Biol. STEFAN ESSWEIN who most tragically died before he could finish his PhD thesis on the phylogeny of tortoises at the University of Tübingen.

Diagnosis. – A very small damselfly (wing length about 10–11 mm) with the following diagnostic characters in the wing venation: arculus aligned with Ax2; hindwing discoidal cell basally closed and relatively long and narrow (basal and distal discoidal vein distinctly shorter than in *Parahemiphlebia*); about six postnodal crossveins non-aligned with the corresponding postsubnodal crossveins; pterostigma distinctly braced and rather short, covering only one cell; pterostigma with "micraster-type" sculptures; the pterostigmal brace vein is not very oblique; RP1 with a slight kink at the pterostigmal brace vein; IR1 originates one cell basal of pterostigma; only two antenodal crossveins (Ax1 and Ax2); only one row of cells between each pair of adjacent longitudinal veins. The thorax appears to be more gracile, compared to head and abdomen, as in *Parahemiphlebia*. At least the female anal appendages are strongly reduced (very short and peg-like).

Description

Holotype (Figs 17–18): A well-preserved and nearly complete female damselfly. The specimen is preserved in lateral aspect with all four wings are folded over each other, so that the wing venation is largely obscured. The total length of the body is 18.3 mm, and the wing length is about 9.8 mm. All visible characters of the wing venation have already been listed in the diagnosis (see above).

Body: The head is 3.2 mm wide and about 1.3 mm long; the compound eyes are widely separated; the pterothorax is max. 2.4 mm long and 1.7 mm high, and apparently has a well-developed interpleural suture; the skewness of the pterothorax is nearly 30°, measured as angle between the thoracic sutures and the abdominal axis; length of profemur, 1.5 mm; of protibia, 1.5 mm; of mesofemur, 1.9 mm; of mesotibia, 1.9 mm; of metafemur, 2.3 mm; of metatibia, 2.2 mm; the abdomen is 13.9 mm long and 0.8 mm wide (the fifth abdominal segment being the longest one); the anal appendages are extremely short (only 0.2 mm long) and very slender (peg-like); an ovipositor is distinctly visible, thus it is a female specimen.

Paratype specimen no. 51: A very well-preserved and complete female damselfly with the wings folded over each other. The head is max. 3.1 mm wide; the pterothorax is 2.8 mm long and 1.7 mm high, and relatively gracile; the abdomen is 15.3 mm long and max. 1.0 mm wide (except at the ovipositor). Wing length, about 10.4 mm; the pterostigmal brace is not very oblique; RP1 with a weak kink at the pterostigmal brace vein; IR1 originates one cell basal of pterostigma; IR2 and MA are distally distinctly zigzagged.

Paratype specimen no. 1007: A not very well-preserved damselfly with the distal third of the abdomen missing and the wings folded over each other. Since there is no secondary genital apparatus visible on the second and third abdominal segment, it probably is another female specimen. The high percentage of females among the damselfly fossils can be explained by the higher risk during oviposition. The wing length is 10.5 mm. The wing venation is poorly preserved, but the size, the less oblique pterostigmal brace vein, and the longer IR1, strongly suggest an attribution to the present species.

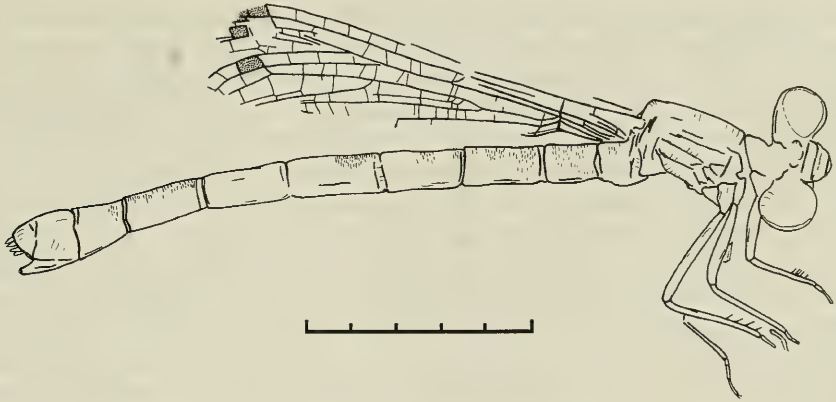


Fig. 17. *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp., ♀ holotype SMNS 63071. Scale 5 mm.

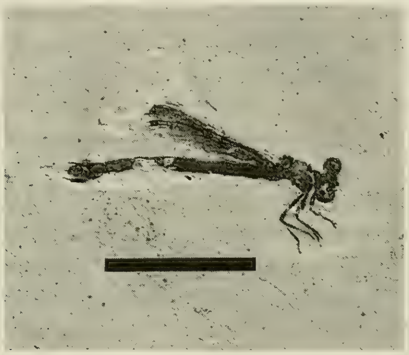


Fig. 18. *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp., ♀ holotype SMNS 63071. Scale 10 mm.

Paratype specimen no. 101: A very well-preserved female damselfly with remarkably preserved body. Total length of body about 19 mm; max. width of head, 3.1 mm. The distance of the compound eyes is 1.1 mm. The thoracic sutures seem to be complete. Length of the abdominal segments: I 0.9 mm, II 1.4 mm, III 1.9 mm, IV 2.0 mm, V 2.0 mm, VI 2.0 mm, VII 1.9 mm, VIII 1.2 mm, I♀ 1.0 mm ♀ 0.6 mm. The ovipositor is clearly visible, but there are no visible anal appendages. Unfortunately the wings (length, 11 mm) are overlapping, so that several important parts of the wing venation (e.g. the discoidal cells) are not visible. The pterostigma is perfectly preserved and clearly shows the so-called "micraster-type" sculptures (sensu BECHLY 1996), just like extant Hemiphlebiidae and other extant Lestomorpha. The pterostigmal brace vein is of normal obliquity; RP1 does not make a distinct kink at this brace vein.

Phylogenetic position. – This new species shares the following characters with the hemiphlebiid genera *Parahemiphlebia* and *Hemiphlebia*: postnodal- and postsubnodal crossveins are non-aligned; very small body size and wing length; only five to seven postnodal crossveins; no intercalary veins, except IR1 and IR2. However, these few similarities with Hemiphlebiidae are either symplesiomorphies, or very weak characters (reductions). With the genus *Parahemiphlebia* there are only some symplesiomorphic similarities. The strongly reduced anal appendages in the female holotype of *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp. are similar to those described for the female allotype of *Parahemiphlebia cretacica*, but at least the males of the latter species had long anal appendages like *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp. (see below). Therefore, this character which is very homoplastic anyway, and e.g. evolved several times by convergence within the coenagrionoid clade, is not sufficient as evidence for a potential relationship with *Parahemiphlebia cretacica*. The very small size (wing length about 9–11 mm) and the position of the arculus at Ax2 could be potential synapomorphies with *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp., but as well have to be regarded as very weak evidence. An attribution of the new species to the Hemiphlebiidae is still somewhat uncertain, and a close relationship with the genus *Parahemiphlebia* is even less certain, although the possibility cannot be excluded.

On the other hand there are several similarities with *Cretarchistigma greenwoodi* Jarzembowski et al., in press from the Lower Cretaceous of England, especially with specimen no. 018658 BMB, that include most above mentioned similarities with Hemiphlebiidae, except the number of the postnodal crossveins; the long and narrow (hindwing) discoidal cell; the alignment of the arculus with Ax2; and the relatively straight course of MP distal of the discoidal cell (no bent). For these reasons I have preliminarily attributed this new species to the genus *Cretarchistigma*. This latter genus is certainly not related to Coryphagrionidae + Pseudostigmatidae, or to Euarchistigmatidae (contra Jarzembowski et al., in press), but more likely related to Hemiphlebiidae. Although the "micraster-type" sculptures of the pterostigma of *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp. are a derived similarity with Hemiphlebiidae and other Lestomorpha, it is still uncertain whether the genus *Cretarchistigma* indeed belongs to Hemiphlebiidae, since it is not even known if the discoidal cell is basally open in the forewing of *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp. and *Cretarchistigma greenwoodi*. A definite attribution will only be possible when better preserved specimens will become available.

4. Miscellaneous notes on other odonates from the Crato Formation

Parahemiphlebia cretacica JARZEMBOWSKI et al., in press
(Zygoptera, Euzygoptera, Lestomorpha, Hemiphlebiidae)

In the original description of this interesting species the authors discussed the potential relationship with the extant south Australian relic species *Hemiphlebia mirabilis*, but preliminarily preferred to classify it as Zygoptera incertae sedis. Meanwhile nine further specimens have been studied by me and now allow a more definite conclusion: this species indeed is the first fossil representative of Hemiphlebiidae. The latter have often been regarded as most "primitive" extant Odonata, but according to the phylogenetic study of Bechly (1996, 1997a), Hemiphlebiidae is just the most basal taxon of Lestomorpha (= Lestinoidea auct.). *Italophlebia gervasuttii* Whalley, 1986 from the Upper Triassic of Italy was erroneously described in Hemiphlebioidea, since it is not even a Zygoptera, but clearly an "anisozygoptere" of the isophlebioid clade (Bechly 1997e).

The following unique combination of symplesiomorphic and synapomorphic similarities supports the attribution of *Parahemiphlebia cretacica* to Hemiphlebiidae: distinct suture between vertex and occiput (rare symplesiomorphy); discoidal cell basally open in the forewing (very rare symplesiomorphy that is only preserved in two extant species); at least in the forewing the arculus is situated distal of Ax2 (rare symplesiomorphy); postnodal- and postsubnodal crossveins are non-aligned (symplesiomorphy); body with metallic green coloration (synapomorphy with Lestomorpha, incl. Hemiphlebiidae) (the peculiar preservation of the original body colour was already mentioned in the introduction); lestine oblique vein "O" suppressed (synapomorphy with Hemiphlebiidae); very small body size and wing length (synapomorphy with Hemiphlebiidae); only five to seven postnodal crossveins (synapomorphy with Hemiphlebiidae); no intercalary veins, except IR1 and IR2 (synapomorphy with Hemiphlebiidae); wing base with distinctly reduced petiolation (synapomorphy with Hemiphlebiidae; certainly no symplesiomorphy according to BECHLY 1996).

Although most of the mentioned putative synapomorphies are relatively weak characters (homoplastic characters, reversals or reductions), they include all wing venational apomorphies that are known for *Hemiphlebia*. Furthermore, there are several important and rather unique symplesiomorphies, and there are no conflicting characters that would suggest a different relationship. The extremely oblique pterostigmal brace vein, and maybe the reduced anal appendages of the female sex, represent autapomorphies of this species, since its probable sister-species *P. mickoleiti* n. sp. still preserved the plesiomorphic states.

In the original description of *Parahemiphlebia cretacica* short coenagrionid-like anal appendages (cerci and paraprocts) have been described for both sexes of this species. However, at least in the male this apparent character state must have been due to an artifact of preservation, since an indisputable male specimen of this species (specimen no. E8, coll. ms-fossil) clearly has plesiomorphic long anal appendages just like the male of *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp. Therefore, the alleged short appendages cannot be regarded as potential synapomorphy of *Parahemiphlebia* with extant coenagrionids.

Euarchistigma atrophium CARLE & WIGHTON, 1990
(Zygoptera, Caloptera, Thaumatoneuridae, Euarchistigmatini)
Figs 19–21

This strange species was described by CARLE & WIGHTON (1990) in the extant neotropical family Pseudostigmatidae. However, this attribution is only based on superficial similarities and probable convergences. As already demonstrated in two previous publications (BECHLY 1996, JARZEMBOWSKI et al., in press), *Euarchistigma* is a basal representative of the calopterygoid clade, and most probably the sister-group of the extant relic species *Thaumatoneura inopinata* MCLACHLAN, 1897 that is only known from waterfalls and rapids of the Costa Rican rainforest.

Nevertheless, the finding of three new specimens of *Euarchistigma* showed that one of the putative synapomorphies with Thaumatoneuridae is invalid, since the referring character (base of IR2 apparently fused to RP3/4) is variable in *Euarchistigma*: the base of IR2 is distinct and clearly originating on RP1/2 in specimen D29 (coll. ms-fossil; Fig. 19), and it is indistinct in specimen B52 (coll. ms-fossil; Fig. 20), while it is apparently originating from RP3/4 in the holotype and specimen no. 46 (National Science Museum Tokyo; Fig. 21). Nevertheless, the majority of the "good" characters still supports the hypothesis of a relationship with Thaumatoneu-

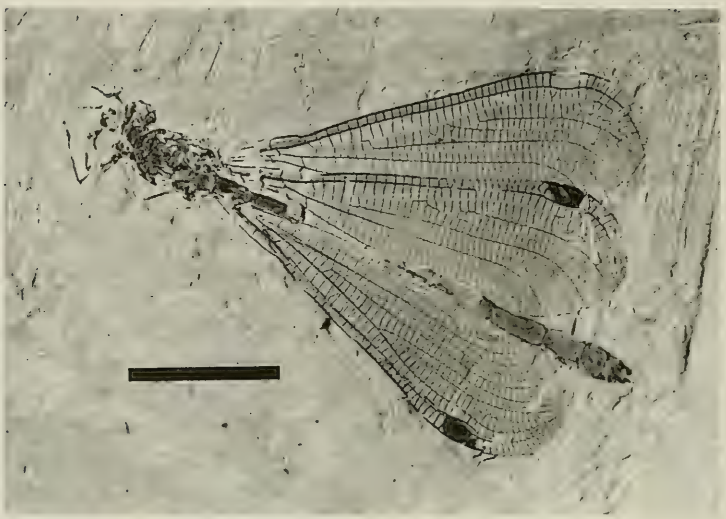


Fig. 19. *Euarchistigma atrophium*, specimen D29 (ms-fossil). Scale 10 mm.

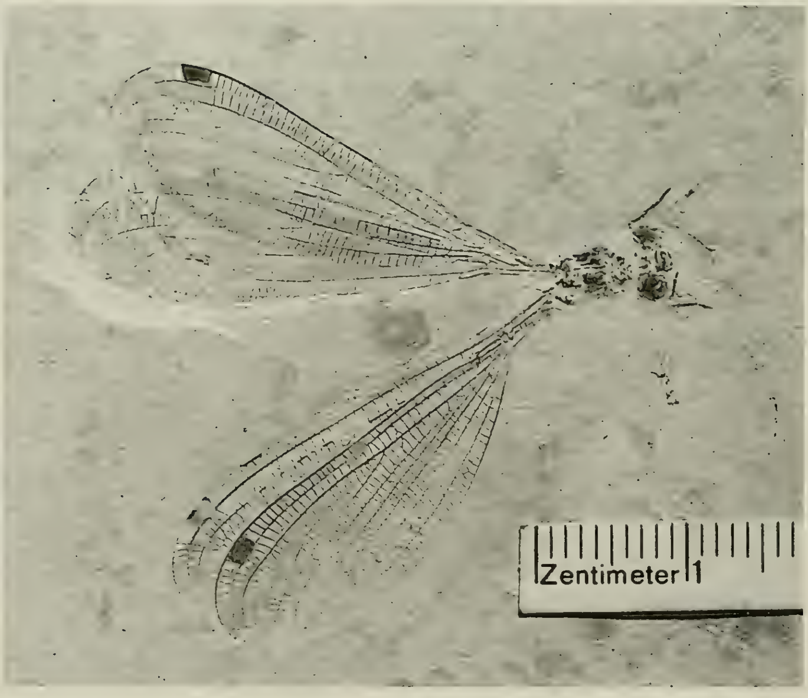


Fig. 20. *Euarchistigma atrophium*, specimen B52 (ms-fossil). Scale as indicated by rule.

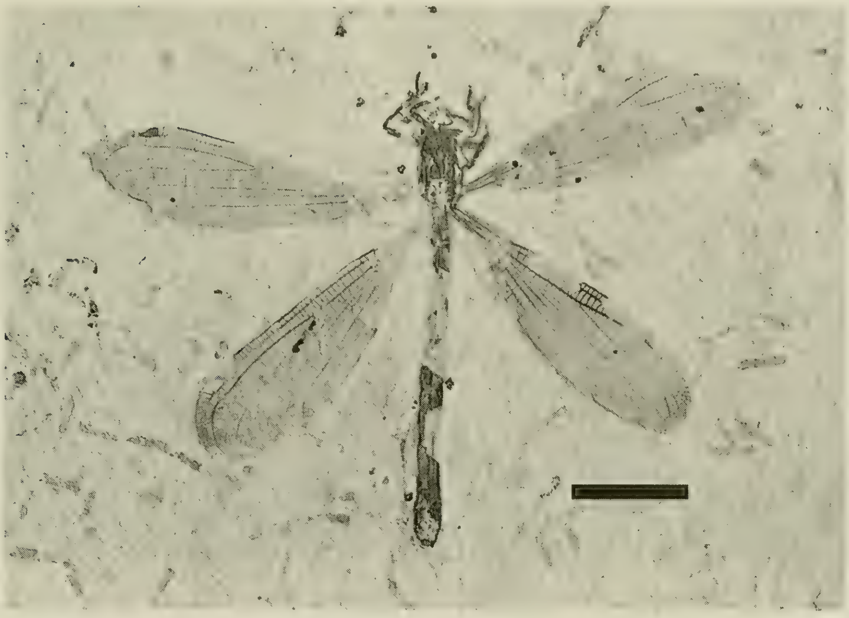


Fig. 21. *Euarchistigma atrophium*, specimen no. 46 (Nat. Sci. Mus. Tokyo). Scale 10 mm.

"good" characters still supports the hypothesis of a relationship with Thaumatoneuridae rather than Pseudostigmatidae (BECHLY 1996, 1997a).

Specimen D29 also shows two other interesting characters: the discoidal cell is somewhat longer and more narrow in the hindwing than in the forewing, and the arculus is situated distinctly distal of Ax2 in the right forewing. This latter feature of course has to be regarded as an individual aberration, since the arculus is aligned with Ax2 in all the other wings.

Another interesting but not very well-preserved specimen is present in the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe. It is a plate and counterplate of a complete female specimen (forewing length, 30 mm; hindwing length, 29 mm). The abdomen is 28 mm long and 1.8 mm wide and clearly shows a 2.1 mm long ovipositor that is gently curved.

Wightonia araripina CARLE & WIGHTON, 1990
(Anisoptera, Aeschnidiidae)
Figs 22–27

Five new specimens of this species have recently been found by me in the collections of ms-fossil. These new specimens include the first female specimen (no. D28, coll. ms-fossil; forewing length, 43.6 mm and hindwing length, 44.5 mm; Fig. 22) which is nearly completely preserved, a further nearly complete specimen of uncertain sex (no. B10, coll. ms-fossil; forewing length, 39.3 mm and hindwing length, 39.0 mm; Figs 23–26), and an isolated hindwing (B19, coll. ms-fossil; hindwing length, 40.5 mm; Fig. 27) which is of uncertain sex, too. Finally there is a second complete female specimen (no. 17, Museum of Kitakyushu, ex. coll. ms-fossil; wing

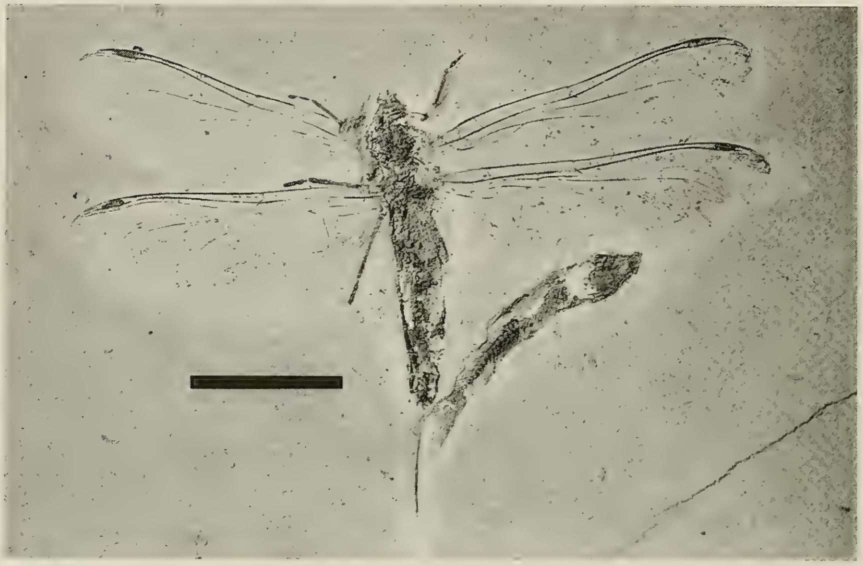


Fig. 22. *Wightonia araripina*, ♀ specimen D28 (ms-fossil), with very long ovipositor. Scale 20 mm.

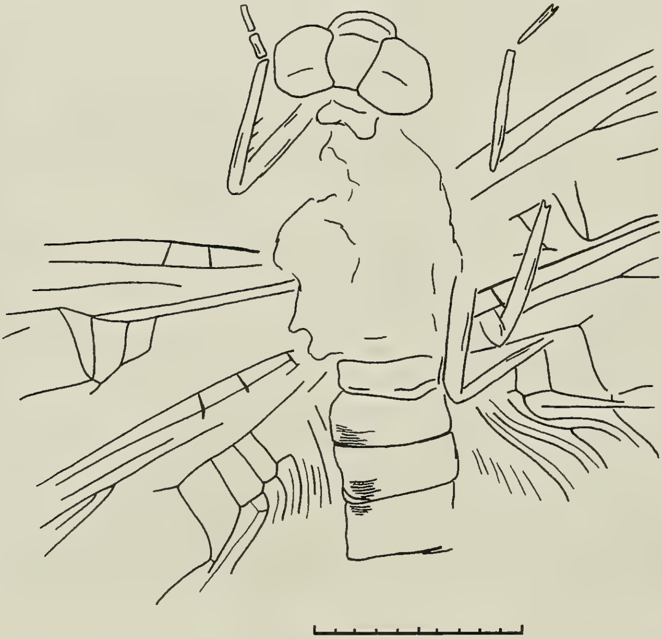


Fig. 23. *Wightonia araripina*, specimen B10 (ms-fossil), body. Scale 10 mm.

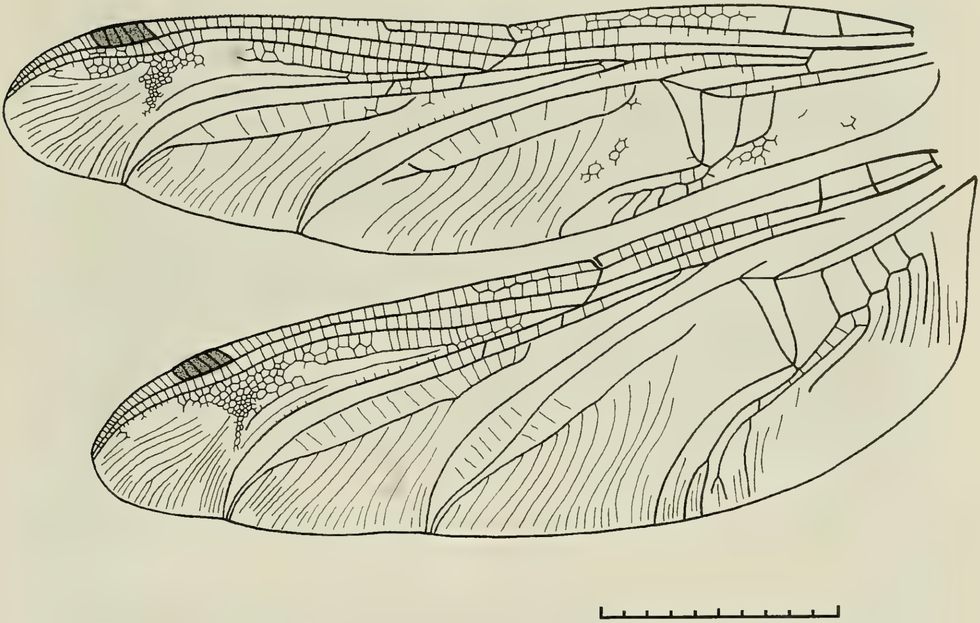


Fig. 24. *Wightonia araripina*, specimen B10 (ms-fossil), left pair of wings. Scale 10 mm.

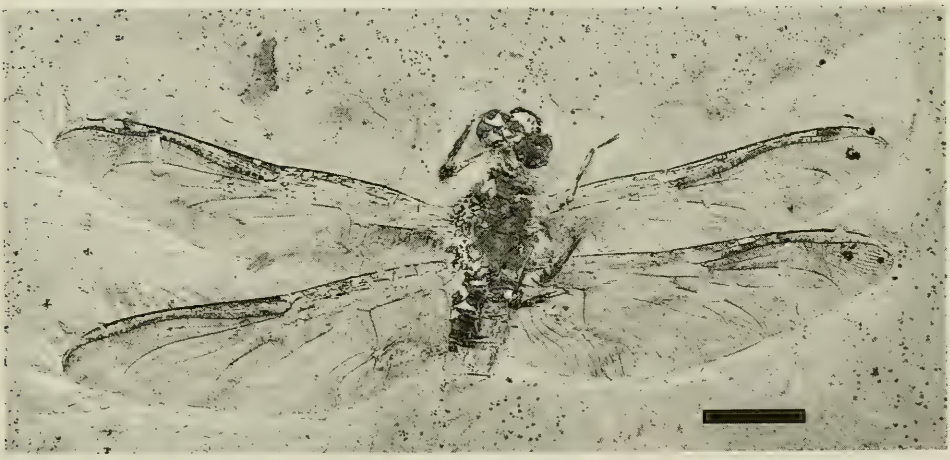


Fig. 25. *Wightonia araripina*, specimen B10 (ms-fossil). Scale 10 mm.

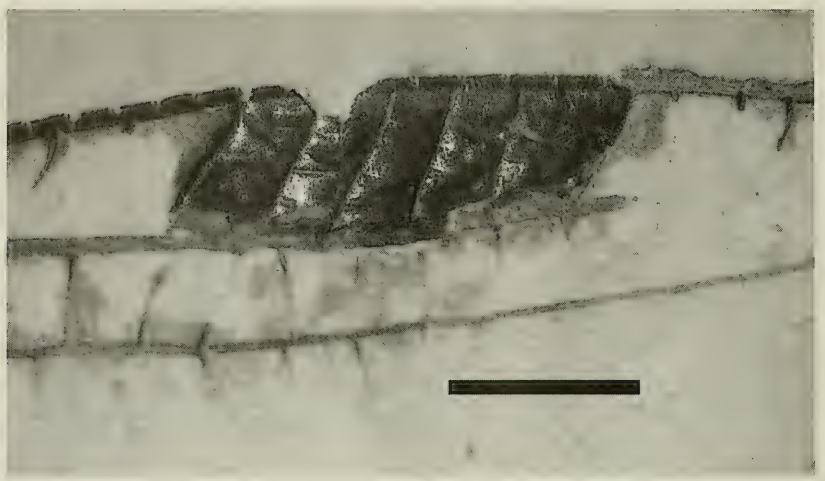


Fig. 26. *Wightonia araripina*, specimen B10 (ms-fossil), pterostigma of right forewing traversed by four crossveins. Scale 1 mm.

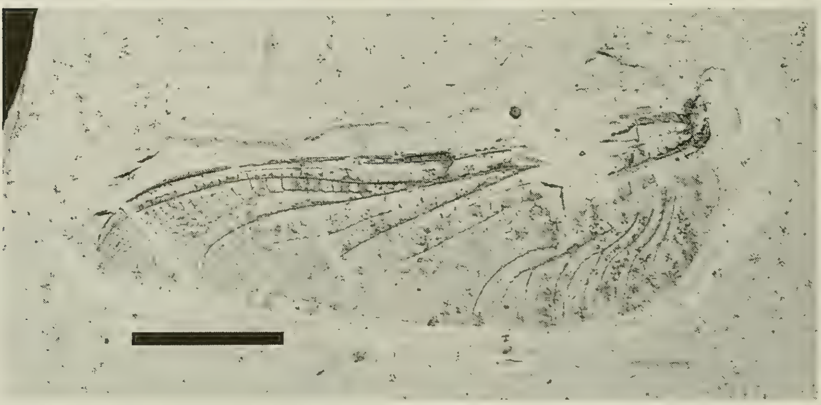


Fig. 27. *Wightonia araripina*, specimen B19 (ms-fossil). Scale 10 mm.

length, about 38–39 mm), and an isolated forewing with a length of 47.0 mm (E7, coll. ms-fossil).

Because of these new specimens, some amendations and corrections of the previous diagnosis of this species are necessary, since the latter was only based on an isolated and not very well-preserved hindwing as holotype (hindwing length, 46.0 mm). The most important correction is the definite presence of a well-defined pterostigma which is clearly visible in specimens B10 and D28. This pterostigma is traversed by about four crossveins (Fig. 26), just like in some other Aeschnidiidae, e.g. *Aeschnidium densum*. The apparent absence of the pterostigma in the holotype and in specimen B19 is simply due to an artifact of preservation: when the pigmentation of the pterostigma is not preserved it can appear to be absent because of the traversing crossveins! Besides, the pterostigma is indistinctly braced. A further correction concerns the alleged undulating intercalary vein IR1 between RP1 and RP2, which indeed is a complex vein that is composed of a basal concave vein and a distal convex vein (Fig. 24). These two veins are autapomorphic features of this species and certainly not homologous to the generally convex primary IR1 (= IR2 sensu CARLE & WIGHTON 1990) in the ground-plan of Anisoptera which is completely suppressed in all Aeschnidiidae. The compound nature of this vein is even visible on a photo of the holotype (GRIMALDI 1991: 340), contrary to the figure in CARLE & WIGHTON (1990: 63).

Specimen B10 has a very well-preserved head (width, 7.2 mm; length, 4.7 mm) with large compound eyes that are distinctly separated (min. distance, 1.4 mm). The female specimen D28 has a relatively short and broad abdomen (28.5 mm long and max. 6.2 mm wide) with an extremely long and slender ovipositor (length, 14.3 mm) (Fig. 22). The other female specimen has a total body length of about 41 mm, and the visible part of the ovipositor is about 8 mm long. The pterostigmata are well-defined, but traversed by three weak crossveins in the left wings, though no traversing crossveins are visible in the pterostigma of the right hindwing.

The five new specimens perfectly agree in most characters with the holotype. All major differences to the original description that could not be explained with intraspecific variability, are either erroneous interpretations in the original description (IR1), or due to artifacts of preservation of the holotype (pterostigma), or due to a somewhat careless drawing of the cross-venation by CARLE & WIGHTON (1990, Fig. 21). The significant difference in size between the smallest and the largest specimens is bridged by intermediate specimens. Therefore, it is preliminarily justified to regard the five new specimens as conspecific with the holotype of *Wightonia araripina*, especially since they all stem from the same locality (Araripe) and layer (Crato Formation – Nova Olinda Member).

Nothomacromia sensibilis (CARLE & WIGHTON, 1990)

(Anisoptera, Aeschnidiidae)
Figs 28–29

CARLE & WIGHTON (1990) described a very curious dragonfly larva (*Pseudomacromia sensibilis*) with forcep-like anal appendages, very long legs, and a petalurid-like mask. The homonymous generic name *Pseudomacromia* was later replaced with *Nothomacromia* by CARLE (1995).

Because of several alleged "primitive" features which were believed to indicate a basal position in Anisoptera (like adult Aeschnidiidae), and because of an alleged lentic life style of this larva, CARLE & WIGHTON (1990) suggested a classification in a separate family Nothomacromiidae (= Pseudomacromiidae) within the superfamily Aeschnidioidea which was regarded by these authors as sister-group of the other Anisoptera. However, the mentioned arguments are unconvincing because of the following reasons: (1) Plesiomorphic similarities are invalid as evidence for phylogenetic relationship; (2) at least one of the alleged plesiomorphies of *Nothomacromia* rather represents an autapomorphy anyway (petalurid-like palps; convergent to Petaluridae); (3) some of the alleged "primitive" characters, mentioned by CARLE & WIGHTON (1990) as evidence for the basal position of Aeschnidiidae (e.g. poorly developed arculus, nodus and pterostigma, and presence of numerous intercalary veins) without doubt are autapomorphic reversals and not symplesiomorphies with "protodonates", since these states do not belong to the ground-plan of crown-group

Odonata (see Bechly 1996, 1997a); (4) the alleged lentic adaptation of these larvae is mere speculation and even improbable, since all aquatic insect larvae of the Crato Formation are of allochthonous origin (see below), thus washed in by adjacent streams. Furthermore, this argument is most doubtful anyway, since there is no evidence whatever for lentic adaptations in the adult Aeschnidiidae, so that the lentic adaptations of *Nothomacromia* larvae (even if correct) could not indicate a close relationship with adult Aeschnidiidae. The long forcep-like appendages are formed by the paraprocts and not by the cerci (contra Carle & Wighton 1990). A further incorrect assumption of Carle & Wighton (1990) is the interpretation of the holotype of *Nothomacromia sensibilis* as a penultimate larval instar, since the wing sheaths are not sufficiently developed for this stage (also see below).

In spite of all these dubious arguments and incorrect statements, Carle & Wighton (1990) seem to be right for the wrong reasons, not only concerning the basal position of Aeschnidiidae (documented by Bechly 1996, 1997a), but as well concerning the close relationship of *Nothomacromia* with Aeschnidiidae. The plesiomorphic absence of a true anal pyramid excludes a position of *Nothomacromia* in the crown-group of Anisoptera. Therefore, it can only belong to the stem-group of Anisoptera, thus to an adult dragonfly of either the "anisozygopteroid" grade, or the Aeschnidiidae (compare Bechly 1996, 1997a). The complete absence of adult "anisozygopteres", and the presence of at least two species of adult Aeschnidiidae in the Crato Formation, already suggests that Aeschnidiidae are the more likely candidates. A further hint might be the facts that adult Aeschnidiidae, as well as *Nothomacromia* larvae are morphologically quite remote from the rest of Anisoptera, and that Aeschnidiidae and the referring larvae agree in their above average size (see below). Of course these two arguments can only be regarded as relatively weak circumstantial evidence. On the other hand, a very compelling evidence was recently discovered by Nel (unpubl., pers. comm.) who recognized the typical aeschnidiid discoidal triangle and veinal supplements on the wing sheaths of a *Nothomacromia*-like larva (with long legs and forcep-like appendages) from the Lower Cretaceous of China.

As already documented in detail by Bechly et al. (1998), *Nothomacromia sensibilis* and previously undescribed giant dragonfly larvae from the same locality, belong to the same clade as the larvae of Sonidae (their alleged adults are unrelated and are described in a new gomphid family Proterogomphidae by Bechly et al., 1998), and the larvae that have been erroneously attributed to Hemeroscopidae by Pritykina (1977) (their alleged scoop-like mask indeed is gomphid-like and flat according to Nel, pers. comm.), as well as the larval genera *Dissurus* Hong, 1982 and *Yixiangomphus* Lin, 1986 from the Mesozoic of China. This monophylum is clearly diagnosed by several unique synapomorphies, such as the enormously enlarged and forcep-like paraprocts. All these larvae most likely represent larval Aeschnidiidae. Therefore, the family-group taxa Sonidae Pritykina, 1986 and Nothomacromiidae Carle, 1995 (= "Pseudomacromiidae" sensu Carle & Wighton, 1990) are here regarded as junior subjective synonyms of Aeschnidiidae Needham, 1903.

The above mentioned giant dragonfly larvae from the Crato Formation (Fig. 28) seem to be very closely related to *Nothomacromia sensibilis* (Fig. 29), since they not only share the forcep-like paraprocts, but as well the lyre-shaped antennae and the spine-like epiproct. These characters are highly derived and unique, and therefore have to be regarded as strong synapomorphies. Symplesiomorphic similarities are

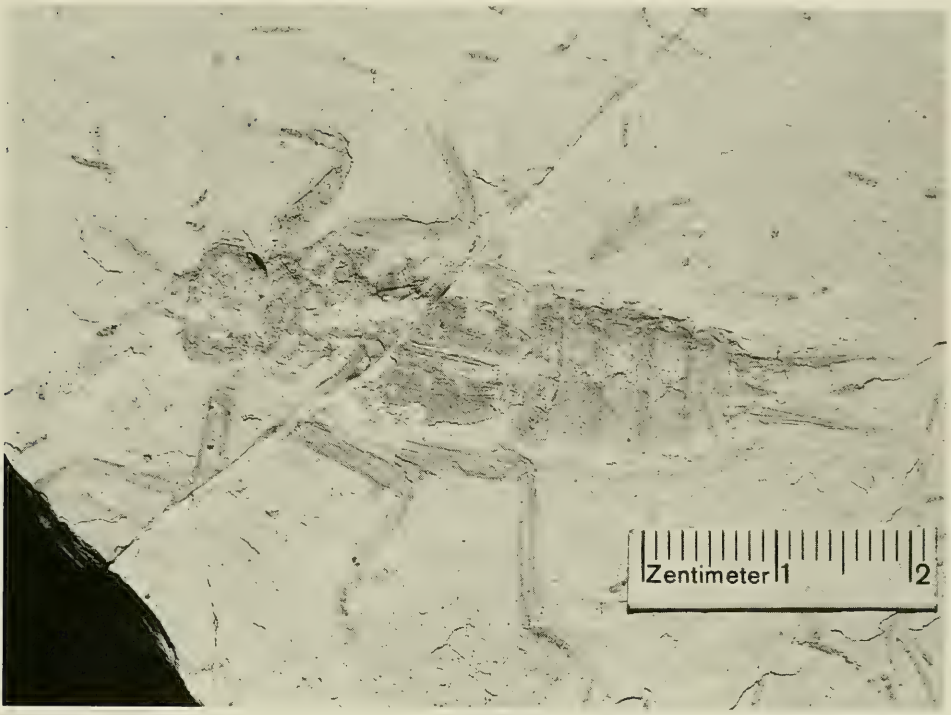

Zentimeter 1 2

Fig. 28. Giant dragonfly larva (*Nothomacromia sensibilis* ?), specimen B42 (ms-fossil). Scale as indicated by rule.

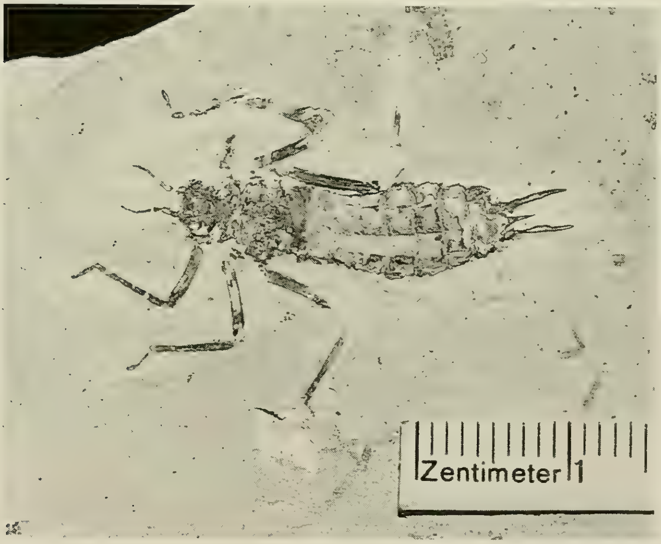

Zentimeter 1

Fig. 29. *Nothomacromia sensibilis*, specimen B53 (ms-fossil). Scale as indicated by rule.

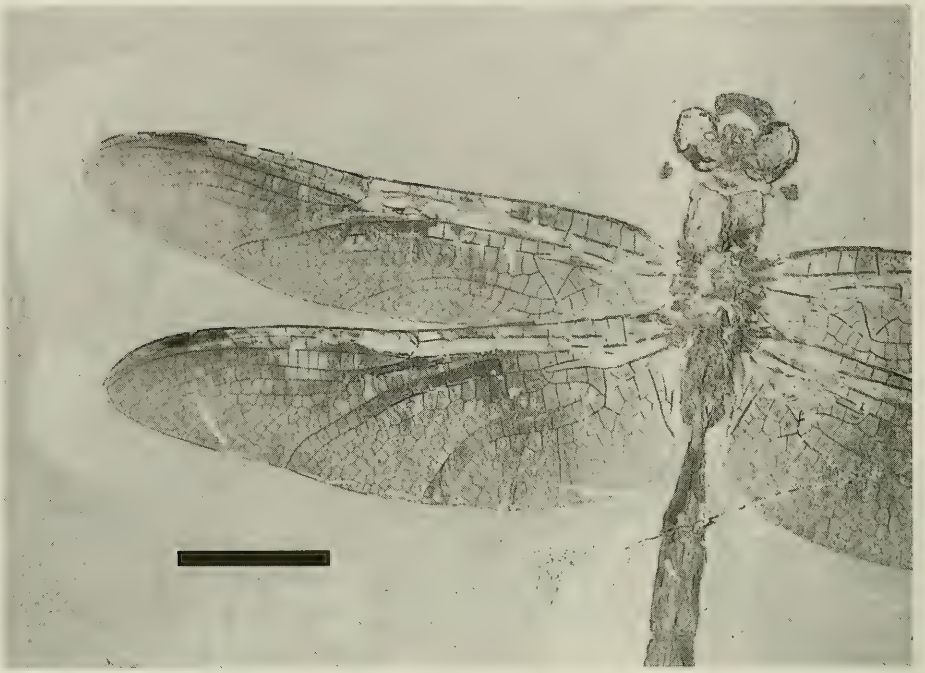


Fig. 30. *Araripeliupanshania annesuseae* (n. gen. et n. sp. in Bechly et al., in prep.), first record of Liupanshaniidae from the Crato Formation, ♂ specimen D58 (ms-fossil). Scale 10 mm.

the flat gomphid-like mask, the elongate body, and the lack of a true anal pyramid. There are larvae of different size which form a gradual morphocline from small *Nothomacromia*-like larvae to the giant larvae (body length varies from 14.3 mm to 63.5 mm without appendages). The only difference between the biggest larvae and the small larvae (*Nothomacromia sensibilis*), except for the different size, are the relatively shorter legs and the relatively bigger eyes. Both differences could be easily explained by allometric growth. It is very interesting that the small larvae (*Nothomacromia sensibilis*) always have poorly developed wing sheaths, while the giant larvae have well-developed wing sheaths. Consequently, it is very well possible that the giant larvae are simply later instars of *Nothomacromia sensibilis*. On the other hand there are two different species of adult Aeschnidiidae known from this locality, and differ significantly in size, so that the corresponding larvae should be expected to differ in size, too. Unfortunately it will hardly be ever possible to decide the specific identity of the referring larvae with any described adult Aeschnidiidae. For this reason I suggest to retain the name *Nothomacromia sensibilis*, even though it could be the larva of either *Wightonia araripina*, or *Santanoptera gabbotti* Martill & Nel, 1996, and preliminarily regard the giant larvae as later instars of the same species.

Undescribed new genus and species of Cordulagomphinae (Anisoptera, Gomphides, Proterogomphidae)
Figs 31–32

This new genus and species is only known by the single isolated female hindwing (specimen C20, coll. ms-fossil, holotype in spe) that is illustrated in Fig. 31. Beside the synapomorphies with Proterogomphidae that are discussed below, the following synapomorphies strongly suggest an attribution to Cordulagomphinae: anal loop longer than wide; only two antefurcal crossveins of which the most distal one is strongly oblique; most basal postnodal crossvein distinctly slanted towards the nodus. The oblique distal antefurcal crossvein is an unique apomorphic character of Cordulagomphinae which therefore has to be regarded as very strong evidence.

This new genus and species is most interesting, since it has retained some "primitive" characters that are not present anymore in any of the other Cordulagomphinae: larger wing length (hindwing about 35 mm long); more densely reticulated wing venation; very well-defined postdiscoidal intercalary vein; no "cordulegastrid gap" of the antesubnodal crossveins directly basal of the subnodus; very well-defined posterior branches of CuA which is not distinctly shortened. These unique plesiomorphies within Cordulagomphinae clearly indicate that this new taxon represents the most basal member of this group. A probable autapomorphy of the new genus and species is the presence of only one secondary antenodal crossvein between Ax1 and Ax2, correlated with the distinct displacement of Ax2 into a very basal position.

Because of its mosaic-like character pattern (heterobathmy sensu HENNIG 1966), this new taxon also proved to be particularly useful for the reconstruction of the phylogenetic relationship of Cordulagomphinae within Gomphides (see BECHLY 1997a). The following derived similarities suggest a close relationship with the genus *Proterogomphus* (Proterogomphidae) that is described by BECHLY et al. (1998) for those fossil gomphids that have been erroneously believed by PRITYKINA (1986) to represent the adults of the larval genus *Sona* (Sonidae): discoidal triangle secondarily free (unicellular); not more than two cells below the pterostigma; vein pseudo-IR1 originates below the distal side of the pterostigma; anal loop only one- or two-celled; elongated cell beneath the submedian cell in the forewings. Besides these putative synapomorphies there are also numerous symplesiomorphies, resulting in a surprisingly similar wing venation of these two genera (compare BECHLY et al., 1998). Therefore, it is reasonable to classify Cordulagomphinae as subfamily of the Proterogomphidae, while *Proterogomphus* is classified in the nominate subfamily.

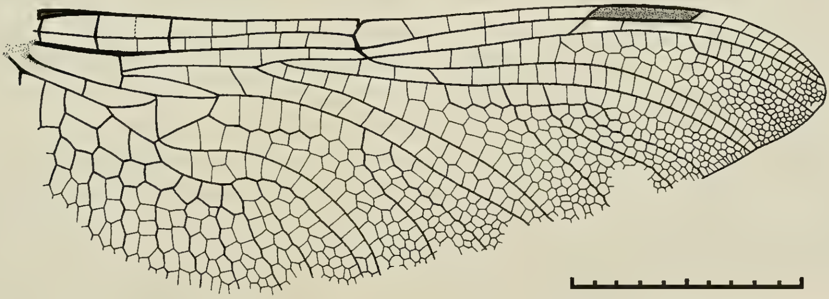


Fig. 31. Cordulagomphinae n. gen. et n. sp., ♀ specimen C20 (ms-fossil). Scale 10 mm.

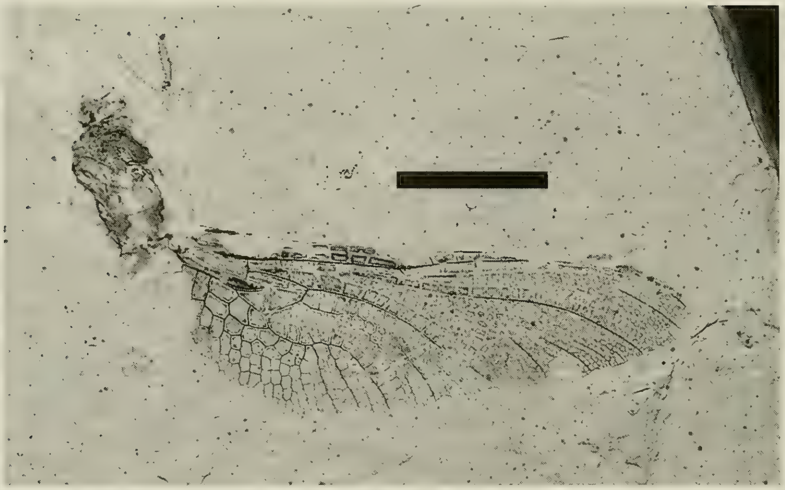


Fig. 32. Cordulagomphinae n. gen. et n. sp., ♀ specimen C20 (ms-fossil). Scale 10 mm.

Undescribed new species of *Cordulagomphus (Procordulagomphus)*
(Anisoptera, Gomphides, Proterogomphidae, Cordulagomphinae)

Figs 33–34

This new species is quite similar to *C. fenestratus* and only known by one male and two female specimens (specimens nos C14, E4, E10, coll. ms-fossil), and shares the following synapomorphies with the other species of the genus *Cordulagomphus*: discoidal triangle secondarily free (convergent to Araripegomphidae and numerous extant gomphids); pterostigma only covering two or less cells; pseudo-IR1 originates beneath the distal side of the pterostigma; anal loop longer than wide and only one- or two-celled; distinct "cordulegastrid gap" (sensu Bechly 1996) of the antesubnodal crossveins directly basal of the subnodus (except in the most basal genus that is still undescribed; Figs 31–32); only two antefurcal crossveins in both pairs of wings (convergent to Gomphidae s. str.); most distal antefurcal crossvein at least somewhat oblique in the hindwing; hindwing CuAa shortened and with reduced posterior branches (except in the most basal genus that is still undescribed; Figs 31–32); anal triangle with only one or two cells.

Furthermore, there are some potential synapomorphies with *Cordulagomphus (Procordulagomphus) xavieri*: anal loop unicellular; cubito-anal area strongly reduced in the hindwing with only three rows of cells and with reduced posterior branches of CuA (somewhat doubtful, since better defined in the female specimen E10); most distal antefurcal crossvein less oblique in the hindwing (somewhat doubtful, since well oblique in the female specimen E4 and not preserved in specimen E10). However, these potential synapomorphies are in conflict with some other characters that rather indicate a sister-group relationship of *Cordulagomphus (Procordulagomphus) senckenbergi* n. sp. and *Cordulagomphus (Procordulagomphus) xavieri*, such as number of only four antenodal crossveins in the hindwing (still five in the new species), and the reduced angulation of the distal side MAb of the discoidal triangle in both pairs of wings (still angled in specimen C14 and E4, but not in specimen E10). The circumstance that *Cordulagomphus (Procordulagomphus) senckenbergi* n. sp. has retained the distinctly oblique distal antefurcal crossvein in the hindwing, even increases the incongruence of the derived similarities. This is another case of very homoplastic wing venational characters that prohibit a sound phylogenetic analysis.

The presence of only four postnodal and three postsubnodal crossveins in all wings of the specimens C14 and E4 could be a derived similarity with *Cordulagomphus (Procordulagomphus) senckenbergi* n. sp., but the specimen E10 has five postnodal and four postsubnodal crossveins in all wings. While the male specimen (no. C14) has a second incomplete antenodal crossvein between Ax1 and Ax2 in the hindwing, the female specimens (nos E4 and E10) only have a single secondary antenodal crossvein between the primaries.

Further differences between the female specimen E10 and the male specimen are the somewhat smaller size (wing span, 37.0 mm; total body length, 32.5 mm), the presence of only one costal antenodal crossvein distal of Ax2 in the hindwing, the absence of the kink of RP2 at the oblique vein "O", the more longitudinal elongate discoidal triangle in the hindwing, the better defined three posterior branches of CuA in the hindwing, and of course the absence of an anal angle and anal triangle. All other characters are very similar to the male specimen. Differences between the female specimen E4 and the male specimen are the distinctly bigger size (forewing length, 21 mm, hindwing length 20 mm), the more distinct angle in MAb in both pairs of wings, the somewhat more pronounced obliquity of the distal antefurcal crossvein in the hindwing, and the rounded anal margin (female). The kink of RP2 at the oblique vein "O" is present, but somewhat less distinct than in the male specimen. All other characters are nearly identical to the male specimen. A distinct and long membranule is preserved at the hindwing base of specimen E4.

A unique diagnostic character of this new species within Cordulagomphinae, that is present in all three specimens, is the distal divergence of the veins RP3/4 and MA, especially in the forewings. The costal and radial margins of the pterostigmata are strongly thickened as in the other Cordulagomphinae and most other Gomphides (except Hageniidae).

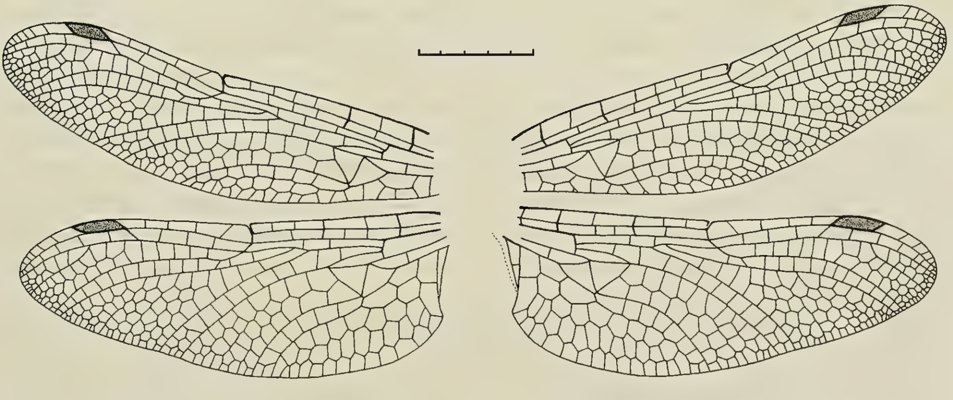


Fig. 33. *C. (Procordulagomphus)* n. sp., ♂ specimen C14 (ms-fossil). Scale 5 mm.

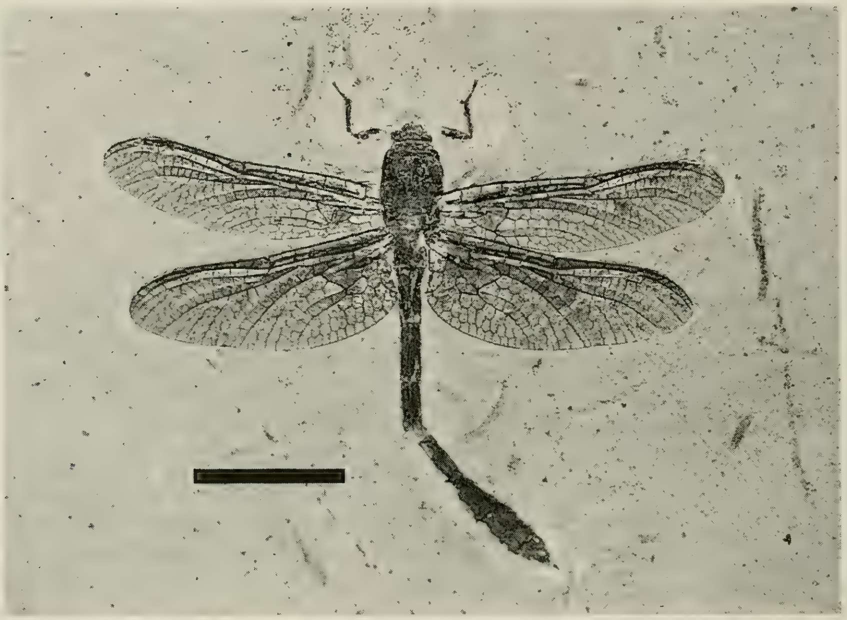


Fig. 34. *C. (Procordulagomphus)* n. sp., ♂ specimen C14 (ms-fossil). Scale 10 mm.

New diagnosis of *Cordulagomphus tuberculatus* Carle & Wighton, 1990 versus *C. fenestratus* Carle & Wighton, 1990 (Anisoptera, Gomphides, Proterogomphidae, Cordulagomphinae)

Figs 35–37

According to the original description of Carle & Wighton (1990), the following characters distinguish *C. fenestratus* from the type species *C. tuberculatus*:

1. All antenodal crossveins are aligned (instead of non-aligned).
2. Even between the distal parts of RP3/4 and MA there is only one row of cells (instead of two).
3. In the hindwing there are only two cells in the postdiscoidal area, adjacent to the distal side MAb of the discoidal triangle (instead of three).
4. Hindwing anal area with only three rows of cells (instead of four).

The careful analysis of totally 98 potential specimens of these two species revealed that all above mentioned diagnostic characters are either invalid, or at least unreliable. This conclusion was derived from the surprising circumstance that although numerous specimens perfectly agreed with the diagnosis of *C. fenestratus* (e.g. specimen C13, coll. Bechly, ex coll. ms-fossil, Fig. 35), and a few (three) specimens even perfectly agreed with the diagnosis of *C. tuberculatus*, nearly half of the material showed a mixture (!) of the diagnostic characters of both species (e.g. specimen C6, BSPGM in Munich, ex coll. ms-fossil; Figs 36–37).

Please note: Specimens with a wing length of more than 20 mm and at least one of the diagnostic characters of *C. tuberculatus* are called "potential specimens of *C. tuberculatus*" in the following discussion.

Re. 1. The alignment of all antenodal crossveins is indeed present in all unequivocal specimens of *C. fenestratus*, but is as well present in some potential specimens of *C. tuberculatus* (Fig. 36). Besides, even in specimens of *C. fenestratus* (Fig. 35) the secondary antenodal crossveins are often only inexactly aligned, and they are never reinforced like the primary antenodals Ax1 and Ax2 or like all antenodals in Libellulidae.

Re. 2. The presence of one or two rows of cells between the distal parts of RP3/4 and MA is very variable in specimens with more than 20 mm wing length. Even within the same specimen one wing may show the state of *C. tuberculatus*, while the other shows the state of *C. fenestratus* (Fig. 36). Nevertheless, unequivocal specimens of *C. fenestratus* only have two rows of cells between RP3/4 and MA close to the wing margin at best.

Re. 3. The presence of three postdiscoidal cells at the distal side MAb of the discoidal triangle in both pairs of wings of the holotype of *C. tuberculatus* seems to be a very rare character state that might rather be an individual feature, since it is only present in very few of the potential specimens of *C. tuberculatus*. Anyway, this character is never present in unequivocal specimens of *C. fenestratus*.

Re. 4. The character of the number of rows of cells in the anal area is even incorrect in the holotypes described by CARLE & WIGHTON (1990), since the holotype of *C. fenestratus* has four rows of cells in the anal area and the holotype of *C. tuberculatus* has four to five rows of cells in this area. Although the anal area of the holotype of *C. tuberculatus* is indeed somewhat wider than that of all unequivocal specimens of *C. fenestratus*, this character is still problematic, since numerous potential specimens of *C. tuberculatus* also have only four rows of cells in the anal area (Fig. 36).

Two further diagnostic characters have not been mentioned by CARLE & WIGHTON (1990): (1) The number of postnodal crossveins which is generally somewhat higher in unequivocal specimens of *C. fenestratus* (five to six in the forewing and six to seven in the hindwing) than in potential specimens of *C. tuberculatus* (four or five in the forewing and five or six in the hindwing); (2) unequivocal specimens of *C. fenestratus* have two rows of cells in the basal postdiscoidal area of the hindwing up to four or five cells distal of the discoidal triangle, while this is only the case up to three or four cells distal of the discoidal triangle in potential specimens of *C. tuberculatus*. Unfortunately both characters are overlapping and therefore unreliable, too.

Two better diagnostic characters could be the more distinct posterior branches of CuA and the more distinct postdiscoidal intercalary vein in the hindwing of most potential specimens of *C. tuberculatus*. The only 100 % "save" diagnostic character seems to be the wing length which is always less than 20 mm (17.5 mm to 19.8 mm) in all unequivocal specimens of *C. fenestratus*, and always above 20 mm (21.0 mm to 25.0 mm) in all potential specimens of *C. tuberculatus*. This character is of course correlated with the total number of wing cells that appears to be somewhat higher in *C. tuberculatus* than in *C. fenestratus*. The problem with the size-related characters is that the very wing length was used as one of the key characters to recognize (or rather define) potential specimens of *C. tuberculatus* which could result in a perfect example of circular reasoning.

Consequently, it must be asked if there are two different species at all, or maybe just one highly variable species. However, the presence of more than one species is strongly suggested by the mere circumstance that certain character states, e.g. two rows of cells between RP3/4 and MA or five rows of cells in the anal area, only occur in specimens with a wing length of more than 20 mm. Furthermore, the extreme

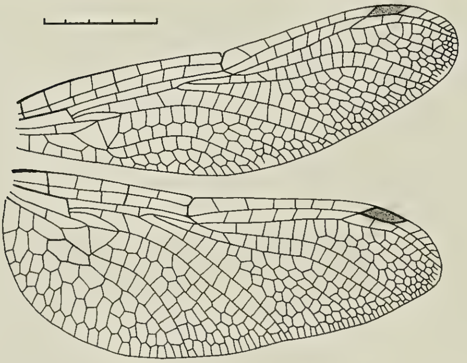


Fig. 35. *Cordulagomphus fenestratus*, ♀ specimen C13 (coll. Bechly, SMNS). Scale 5 mm.

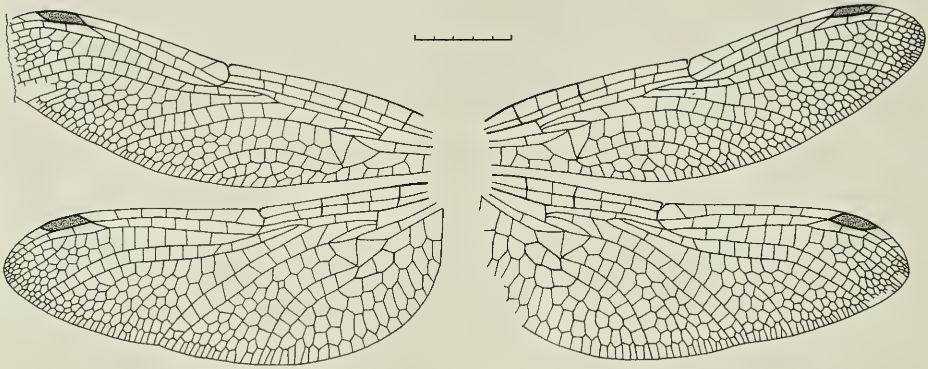


Fig. 36. *Cordulagomphus* cf. *tuberculatus*, ♀ specimen C6 (BSPGM). Scale 5 mm.

morphotypes are simply too dissimilar in size and wing venation to be conspecific, at least if one sticks to the reasonable assumption that the variability may not be significantly higher than in certain extant species that are notorious for their variable size and wing venation.

Since only three specimens among the 98 specimens studied by me, possess the complete set of diagnostic characters of the holotype of *C. tuberculatus*, it cannot be excluded that only these three specimens are indeed conspecific with this holotype. In this special case there could be two possible explanations for the variability among the remaining specimens: either the *fenestratus-tuberculatus*-complex includes three species rather than only two, or *Cordulagomphus fenestratus* is extremely variable in size and only larger specimens sometimes possess certain characters of *C. tuberculatus*. An above average variability of the wing venation of *Cordulagomphus* is documented by a few (rare) specimens of *C. fenestratus* and *C. tuberculatus* which have an unicellular anal loop in one hindwing (like the subgenus *Procordulagomphus* stat. nov.) and a normal two-celled anal loop in the other (e.g. specimen no. E2 in coll. ms-fossil has a forewing length of 22.0 mm, a wing venation

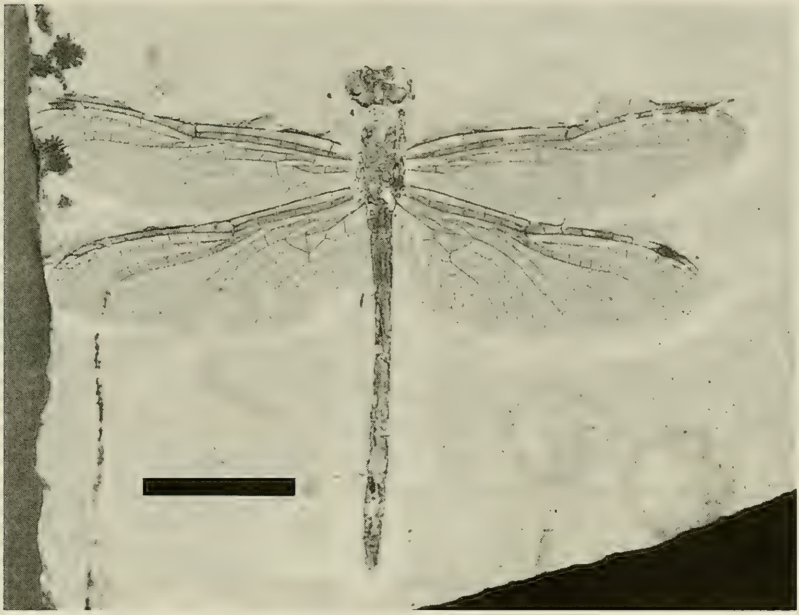


Fig. 37. *Cordulagomphus* cf. *tuberculatus*, ♀ specimen C6 (BSPGM). Scale 10 mm.

more similar to *C. fenestratus*, and an unicellular anal loop only in the right hindwing, while the anal loop is two-celled in the left hindwing). A definite answer to this complex species problem is not yet possible, in spite of the extensive available material, or maybe especially for this very reason!

Putative larvae of Cordulagomphinae
(Anisoptera, Gomphides, Proterogomphidae)
Fig. 38

About a third of all known dragonfly larvae from the Crato Formation are small gomphid larvae. Since these larvae generally possess well-developed wing sheaths, they do not seem to be early instars, but rather late instars of one or more small gomphid species. The attribution to the gomphid clade (= Gomphides) is possible because of the general habitus, the relatively small head with rather short and thick antennae, the bent femora, and especially because of the two-segmented fore- and middle-tarsi which represent an unique autapomorphy of the gomphid clade.

Of all known adult gomphids from the Crato Formation, only some species of the Cordulagomphinae have the correct size to be the corresponding adults for these larvae. Furthermore, the relative frequency of the referring larvae (33 %) agrees well with that of the adult Cordulagomphinae (47 %). Although an attribution of fossil dragonfly larvae to certain adult taxa is always problematical, in this special case the evidence indeed strongly suggests that the small gomphid larvae belong to the Cordulagomphinae. A separate specific naming of these larvae (e.g. *Cordulagomphus santanensis* CARLE & WIGHTON, 1990; see below) is not appropriate, since there are five different species of Cordulagomphinae with small adults known which could all

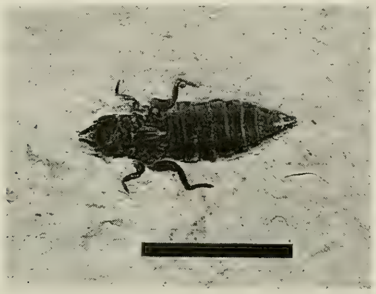


Fig. 38. Small gomphid larva (Cordulagomphinae ?), specimen B58 (ms-fossil). Scale 10 mm.

be represented in the larval material. Thus, any "larval species" would involve the risk of double naming of the same species without any chance to be ever able to recognize this. All referring larvae are therefore best classified as "Cordulagomphinae gen. et sp. indet.".

"*Cordulagomphus*" *santanensis* Carle & Wighton, 1990
(Dermaptera pos. nov.)

The original description of this species only includes a very brief diagnosis and description, as well as a photo of the holotype (specimen no. AMNH 43258). Nel & Paicheler (1994a) argued that it represents a gomphid larva of uncertain generic affinity. However, the photographic figure in the original description clearly shows no dragonfly larva at all, but obviously an adult earwig! Especially the characteristical shape of the head, pronotum and abdomen, as well as the forcep-like anal appendages (cerci), prove the dermapteran relationship of this fossil. The alleged larval wing sheaths are nothing but the typical elytrae and wings of Dermaptera, and the supposed antennae obviously represent the maxillary palps. Even a long filamentous right antenna seems to be preserved (artifact?). "*Cordulagomphus*" *santanensis* therefore has to be excluded from the list of fossil Odonata and transferred to Dermaptera incertae sedis.

First fossil record and first New World record of Chlorogomphoidea s. str.
(Anisoptera, Exophytica, Cavilabiata, Cristotibiata, Brachystigmata)

Fig. 39

The figured specimen shows two hindwings of an adult female dragonfly, still attached to a fragment of the pterothorax and basal abdomen. The wing venation is nearly identical to extant chlorogomphids: a large and longitudinal elongate anal loop that is divided into seven cells; a strongly elongated and very straight "gaff"; the basal part of the area between MP and CuA is widened with two rows of cells; CuAa has only two posterior branches, and the distal branch is distinctly curved on the main branch of CuA; the discoidal triangle is rather transverse; the subdiscoidal triangle is narrowed distally; there is no Mspl, but a secondary vein originating on MA in the distal half of the postdiscoidal area; there are two rows of cells in the basal part of the postdiscoidal area; RP3/4 and MA are parallel with one row of cells between them; there is no Rspl, but several secondary veins originate on IR2; RP2 and IR2 are

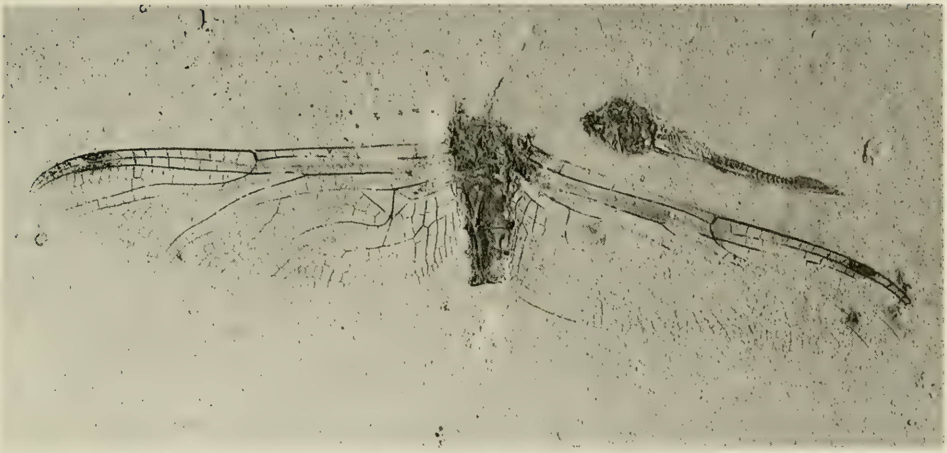


Fig. 39. Chlorogomphidae n. gen. et n. sp., first fossil record and first New World record, ♀ specimen (private coll. Murata, Japan). Scale unknown. Photo by BERND SCHUSTER (Hünstetten).

parallel with one row of cells between them; there is only one oblique vein "O", two or three cells distal of the subnodus; nine postnodal crossveins between nodus and pterostigma, non-aligned with the corresponding postsubnodal crossveins; the pterostigma is short, covering hardly three cells, and it is unbraced; vein pseudo-IR1 originates on RP1 below the distal end of the pterostigma. The area of the potential "cordulegastrid gap" and the basal space are not well-preserved, so that the presence of crossveins can neither be confirmed, nor refuted. Nevertheless there seems to be at least one character that is more plesiomorphic than in all extant chlorogomphids, since there seem to be no accessory cubito-anal crossveins in the subbasal space. The discoidal triangle seems to be free, but the hypertriangle might be divided by a crossvein. Anyway, there can be no doubt that this fossil belongs to Chlorogomphoidea, and thus represents the first fossil record and the first New World record of this taxon that now is restricted to east Asia. Unfortunately this remarkable specimen is in a private collection in Japan (coll. Murata, Kyoto).

5. Discussion

The relative frequency of odonates among the fossil insects of the Crato Formation is only about 2 %, since among 16000 specimens of fossil insects in various collections only 351 odonates are known to science (241 adults and 110 larvae). 309 specimens could be examined by myself, most of them in the collections of ms-fossil (Sulzbachtal). The Odonata of the Crato Formation belong to 32 different species, of which only 18 are described yet, including the six new species in the present publication. The descriptions of two new species are in print (JARZEMBOWSKI et al., in press; NEL et al., in press), and further eight species will be described soon by me (BECHLY et al. in prep.). The above mentioned undescribed chlorogomphid and the two undescribed taxa of Cordulagomphinae will be described by me, too, as soon as the final deposition of the referring holotypes in an official collection will be settled (the only known specimen of the new chlorogomphid is in a private collection in Japan, and the four known specimens of the two new cordulagomphine taxa are still in the collections of ms-fossil).

With about 54 % of the adults and 56 % of the larvae, the majority of the odonate fossils belongs to the gomphid clade (Araripegomphidae and Proterogomphidae – Cordulagomphinae). This remarkable abundance of gomphids supports the hypothesis of an allochthonous origin of the aquatic insects of the Crato Formation (contra Carle & Wighton 1990; contra Bechly 1997b-d), since most extant gomphids are adapted to lotic habitats, and this even has to be regarded as the groundplan habitat of the gomphid clade (= Gomphides). This is also strongly confirmed by the evidence from the ephemerid larvae. Further evidence against the hypothesis of an autochthonous lacustrine fauna of aquatic insects was recently compiled by Bechly (1998), for example the absence of any aquatic plants (although numerous terrestrial plants are preserved), the absence of mosquito larvae and caddisfly larvae (although adults of these groups have been found), and geological proves for a saline habitat (dolomitisation of the limestones and so-called medusoid salt-pseudomorphs). A further clue is the relative rarity of aquatic insects, contrary to their conspicuous occurrence at first sight, which was revealed by my recent screening of 3651 fossil arthropods from the Crato Formation in the collections of ms-fossil:

Scorpiones = 5; Uropygi = 2; Araneae = 48; Solifugae = 1; Acari = 1; Crustacea – Decapoda = 2; “Myriapoda” = 0; Diplura = 1; Zygentoma = 2; Ephemeroptera = 176 (adults) + 97 (larvae) (together 7 %); Odonata = 57 (adults) + 25 (larvae) (together 2 %); Plecoptera = 1; Dermaptera = 3; Blattodea (incl. Protocoleoptera) = 960 (26 %); Isoptera = 37 (1 %); Mantodea = 5; Phasmatodea = 2; Saltatoria = 1004 (27 %); Psocoptera = 3; Auchenorrhyncha = 282 (8 %); Heteroptera (mainly aquatic bugs) = 537 (15 %); Megaloptera = 4; Raphidioptera = 23 (1 %); Planipennia = 129 (4 %); Coleoptera = 93 (3 %); Hymenoptera = 64 (2 %); Trichoptera = 6; Lepidoptera = 1; Diptera = 81 (2 %); holometabolan larvae indet. = 2. There were no specimens of the orders Protura, Collembola, Archaeognatha, Zoraptera, Embioptera, Notoptera (Grylloblattodea), Phthiraptera (“Mallophaga” and Anoplura), Thysanoptera, Sternorryncha, Coleorrhyncha, Strepsiptera, Siphonaptera, and Mecoptera. Most of these “missing” groups are very small and cryptic insects that are either ground dwellers, or parasites.

The by far most abundant groups of insects are the Saltatoria (Orthoptera) and Blattodea, followed by Hemiptera, which together constitute about 76 % of this insect taphocoenosis. Odonata and Ephemeroptera are much more rare (together 9 %), and other aquatic insects (e.g. Plecoptera, Megaloptera, and Trichoptera) are even only known by a few specimens. The most frequent aquatic insects are water bugs (Notonectidae, Nepidae, Naucoridae, Belostomatidae, Hydrometridae, etc.), of which most are known to be excellent and avid fliers and thus do not necessarily indicate an autochthonous aquatic fauna anyway.

Altogether, the available evidence strongly suggests that the Araripe / Santana palaeo-habitat has been a brackish lagoon without any autochthonous aquatic insects (also see Martill et al. 1993).

A comparison of the odonate fauna of the Crato Formation with that of the Solnhofen limestones shows two remarkable differences:

1. The frequent occurrence of dragonfly larvae (31 % of the fossil odonates) and other aquatic insect larvae in the Crato Formation, contrary to the complete lack of

aquatic insect larvae in Solnhofen. However, this difference can be easily explained by the significant distance of the marine Solnhofen sedimentation area from the next emergent land which prohibited that such larvae could be drifted into the area by adjacent streams. In case of the Araripe area there obviously have been streams flowing into the brackish lagoon where the Crato limestones have been deposited. This is also documented by the excellent preservation of numerous delicate ephemerid larvae which is only possible if there was no long transportation. A yet unexplained oddity of the Araripe entomofauna is the complete absence of any damselfly larvae, compared to the relative abundance of dragonfly larvae. Maybe the referring larval habitats were exclusively confined to lacustrine freshwater or even phytotelmata and therefore could hardly be displaced into the lagoon.

2. The odonate fauna of the Crato Formation appears to be much more "modern" than the Solnhofen fauna, since there are already representatives of extant damselfly taxa (e.g. Hemiphlebiidae, Thaumatoneuridae, and Protoneuridae), while typical Mesozoic elements such as "anisozygopteres" (Tarsophlebiidae, Stenophlebiidae, and Isophlebiidae), Steleopteridae and Archizygoptera (Protomyrmeleontidae) are completely lacking. Regarding the large amount of material already found and determined, it can be regarded as most unlikely that these taxa occurred and have just been overlooked, or have only not been found by chance. True Zygoptera or even crown-group Zygoptera are unknown from Solnhofen, maybe except Steleopteridae, although these rather seem to be "anisozygopteres", since the arculus is between Ax1 and Ax2 (Bechly 1996, 1997a; Nel pers. comm.). Numerous species of "anisozygopteres" are frequently found in Solnhofen, as well as in nearly all other Mesozoic localities with fossil odonates. Archizygoptera are known from the Triassic of Australia, the Upper Triassic of Italy, the Liassic of Central Europe, the Upper Jurassic of Solnhofen, and the Lower Cretaceous of England. Steleopteridae are only known from the Upper Jurassic of Solnhofen and Kazakhstan. The single Mesozoic elements among the Odonata of the Santana fauna are the Liupanshaniidae (Mesuropetaloidea) and especially the Aeschnidiidae that both went extinct in the Cretaceous. While only stem-group representatives of aeshnids have been found in Solnhofen, there are several species of crown-group aeshnids from Santana, even though all of them belong to the most basal clade Gomphaeschnidae. Such Gomphaeschnidae are either absent, or at least much rarer in all other Cretaceous localities (e.g. Wealden, NE Asia). Concerning the libelluloid dragonflies (Eurypalpida), comparably "derived" representatives like *Araripelibellula* are not yet known from Solnhofen, but are well present in the Lower Cretaceous of England (Wealden).

The evolution of Odonata obviously was more advanced in the Lower Cretaceous of Brazil than in the Upper Jurassic of the Palaearctic. This impression is confirmed by the evidence from numerous "modern" insect groups which have their oldest fossil records in the Crato Formation (e.g. Zygentoma, Oligoneuriidae, Potamanthidae, Euthyplociidae, Mantodea, Stenopelmatidae, Myrmecophilidae, Gryllotalpidae, Tridactylidae, Achilidae, Cicadidae, Ochteridae, Nepidae, Hydrometridae, Macroveliidae, Corydalidae, Hemerobiidae, Osmylidae, Nemopteridae, Myrmeleontidae, Ascalaphidae, Passalidae, Cerambycidae, Pyrochroidae, Rhopalosomatidae, Tiphiidae, Formicidae?, Apoidea?, Lepidoptera, Xylophagidae, Xylomyidae, Asilidae; Bechly 1998; Bechly & Nel unpubl.), although there are also several typical Mesozoic taxa, like Protocoleoptera, Palaeontinoidea, Brongniartiellidae, Kalligrammatidae, Ephialtitidae, and even relatives of *Chresmoda* (Bechly 1998; Bechly & Nel unpubl.). This phenomenon can be either explained by a significant general progress in the evolution of the Odonata and many other insect groups between the Upper Jurassic and the Lower Cretaceous, or rather by an early local progress of this evolution on the southern hemisphere.

The fossils of the Crato Formation consequently provide a unique source of information about a very interesting period in the evolution of odonates and other insects which after all include more than 90 % of all known species on our planet. Since this locality also yields a diverse fossil angiosperm flora, it might even allow the study of the early co-evolution of insects and flowering plants.

6. Appendix: List of the fossil odonate species from the Crato Formation

- Zygoptera (= damselflies)
  - Familia incertae sedis, probably Hemiphlebiidae
    1. *Cretarchistigma*(?) *essweini* n. sp. in this publ.
       (13 spec.; wl. about 9.8–10.5 mm)
    2. *Parahemiphlebia*(?) n. sp. (undescribed new species)
       (2 spec., e.g. no. 563 at National Science Museum Tokyo; size as *Parahemiphlebia cretacica*, but "pterostigmal brace" not extremely oblique)
  - Hemiphlebiidae
    3. *Parahemiphlebia cretacica* n. gen. et n. sp. in Jarzembowski et al. (in press)
       (15 spec.; wl. 12.5–14.5 mm)
    4. *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp. in this publ.
       (4 spec.; wl. 8.9–9.9 mm)
  - Protoneuridae – Isostictinae
    5. *Eoprotoneura hyperstigma* Carle & Wighton, 1990
       (20 spec.; wl. 16–18.5 mm)
  - Thaumatoneuridae – Euarchistigmatini
    6. *Euarchistigma atrophium* Carle & Wighton, 1990
       (5 spec.; wl. 27.7–31.8 mm)
- Anisoptera (= dragonflies s. str.)
  - Aeschnidiidae (= Nothomacromiidae; = Sonidae)
    7. *Nothomacromia sensibilis* Carle & Wighton, 1990
       (10 small and 10 large spec.; bl. 14.3–63.5 mm without anal appendages)
    8. *Wightonia araripina* Carle & Wighton, 1990
       (6 spec.; fwl. 39.7–47 mm; hwl. 39–46 mm)
    9. *Santanoptera gabbotti* Martill & Nel, 1996
       (1 spec.; fwl. 62.3 mm)
  - Cretapetaluridae n. fam. in Nel et al. (in press)
    10. *Cretapetalura brasiliensis* n. gen. et n. sp. in Nel et al. (in press)
        (1 spec.; fwl. 67 mm; hwl. 67 mm)
  - Liupanshaniidae n. fam. in Bechly et al. (in prep.)
    11. *Paramesuropetala gigantea* n. gen. et n. sp. in Bechly et al. (in prep.)
        (1 spec.; fwl. 67 mm)
    12. *Araripeliupanshania annesuseae* n. gen. et n. sp. in Bechly et al. (in prep.)
        (2 spec.; fwl. 40.2 mm; hwl. 38.5 mm; Fig. 30)
  - Gomphaeschnidae – Gomphaeschnaoidinae n. subfam. in Bechly et al. (in prep.)
    13. *Gomphaeschnaoides obliquus* (Wighton, 1987)
        (10 spec.; fwl. 31–35 mm; hwl. 32–37 mm)
    14. *Gomphaeschnaoides petersi* n. sp. in Bechly et al. (in prep.)
        (1 spec.; wl. about 37.5 mm)
    15. *Gomphaeschnaoides betoreti* n. sp. in Bechly et al. (in prep.)
        (1 spec.; fwl. 29.1 mm; hwl. 28.2 mm)
    16. *Gomphaeschnaoides magnus* n. sp. in Bechly et al. (in prep.)
        (2 spec.; fwl. 42.1–45 mm; hwl. 41–43 mm)

17. *Progomphaeschnaoides ursulae* n. gen. et n. sp. in BECHLY et al. (in prep.)
    (2 spec.; fwl. 27.5 mm; hwl. 25–26.9 mm)
18. *Progomphaeschnaoides staniczeki* n. sp. in BECHLY et al. (in prep.)
    (1 spec.; hwl. 29.3 mm)
19. *Paramorbaeschna araripensis* n. gen. et n. sp. in BECHLY et al. (in prep.)
    (3 spec.; fwl. 40–41.7 mm; hwl. 37.7–40.6 mm)

Araripegomphidae

20. *Araripegomphus cretacicus* NEL & PAICHELER, 1994
    (1 spec.; fwl. 38.5 mm; hwl. 37.8 mm)
21. *Araripegomphus andreneli* n. sp. in this publ.
    (14 spec.; fwl. 32–36.7 mm, generally about 35 mm; hwl. 32–36 mm, generally about 34 mm)
22. *Araripegomphus* n. sp. (?) in this publ.
    (1 spec.; hwl. 30.5 mm)

Proterogomphidae n. fam. in BECHLY et al. (1998) – Cordulagomphinae

23. *Cordulagomphus fenestratus* CARLE & WIGHTON, 1990
    (40 spec.; fwl. 18–19.8 mm; hwl. 17.5–19.6 mm)
24. *Cordulagomphus tuberculatus* CARLE & WIGHTON, 1990
    (58 spec.; fwl. 22–25 mm; hwl. 21–23 mm)
25. *Cordulagomphus (Procordulagomphus* stat. nov.*)* sp. (undescribed new species; Figs 33–34)
    (3 spec.; fwl. 17–21.5 mm; hwl. 16.9–20 mm)
26. *Cordulagomphus (Procordulagomphus* stat. nov.*) xavieri* NEL & ESCUILLIÉ, 1994
    (5 spec.; fwl. 16.6–18 mm; hwl. 15.6–17.2 mm)
27. *Cordulagomphus (Procordulagomphus* stat. nov.*) senckenbergi* n. sp. in this publ.
    (1 spec.; fwl. 17.4 mm; hwl. 16.7–16.9 mm)
28. (undescribed new genus and species; Figs 31–32)
    (1 spec.; hwl. 35 mm)

Araripephlebiidae n. fam. in this publ.

29. *Araripephlebia mirabilis* n. gen. et n. sp. in this publ.
    (3 spec.; fwl. 34–34.2 mm; hwl. 34.1 mm)

Chlorogomphidae

30. (undescribed new genus and species; Fig. 39)
    (1 spec. in private collection in Japan; size unknown)

Araripelibellulidae

31. *Araripelibellula martinsnetoi* NEL & PAICHELER, 1994
    (4 spec.; fwl. 17.4–18 mm; hwl. 16.5–17.1 mm)
32. *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp. in this publ.
    (1 spec.; fwl. 25.1 mm; hwl. 24.2 mm)

Abbreviations: spec. = number of known specimens, excluding all specimens with uncertain determination; bl. = body length; wl. = wing length; fwl. = forewing length; hwl. = hindwing length; s. str. = sensu stricto.

Please note: Some of the mentioned scientific names are still unpublished manuscript names, since the referring publications are either in press, or in preparation (submitted).

7. Acknowledgements

I am most grateful to ANNESUSE and MICHAEL SCHWICKERT (Sulzbachtal, Germany) for the unique opportunity to study the marvellous collections at ms-fossil (and even providing a working place with binocular microscope, etc.), their generous providing of numerous specimens on loan and various photos, and of course for their kind hospitality. This is a very positive example for the significant promotion of paleontological research by a trader of fossils, who also takes care that all scientifically important specimens are exclusively sold to public museums. I also owe many thanks to Dr DAVID GRIMALDI (AMNH, New York) for a loan of the holotype of *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp., to Dr ANDRÉ NEL (MNHN, Paris) and Dr

Eberhard Frey (SMNK, Karlsruhe) for interesting discussions, to Dr Gerd Dietl and Dr Günter Schweigert (SMNS, Stuttgart) for their friendly support of my studies at the Staatl. Museum f. Naturkunde in Stuttgart, and to Dr Gert Bloos (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

My sincere thanks also go to Dr Günter Viohl (Eichstätt) who purchased three important specimens for the Jura-Museum (B40 *Gomphaeschnaoides magnus* n. sp.; B41 *Gomphaeschnaoides petersi* n. sp.; B48a,b *Progomphaeschnaoides ursulae* n. gen. et n. sp.) that will be described in Bechly et al. (in prep.), and to the "Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums" in Stuttgart, for sponsoring the purchase of five originals and types for the referring museum (SMNS 63070 *Araripegomphus imperfectus* n. sp., holotype; SMNS 63068a,b *Paramorbaeschna araripensis* n. gen. et n. sp., holotype; SMNS 63071 *Cretarchistigma*(?) *essweini*, holotype; SMNS 63072 *Parahemiphlebia mickoleiti* n. sp., paratype; SMNS 63069 = B22 *Gomphaeschnaoides obliquus*, original) that are partly described in the present publication and partly will be described in Bechly et al. (in prep.).

Last but not least I thank Dr Reiner Borschukewitz (Offenburg) who generously donated the holotype of *Cratocordulia borschukewitzi* n. gen. et n. sp., and more than 90 further interesting fossil insects from the Crato Formation, to the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris.

This publication is part of my PhD thesis on the phylogeny of dragonflies at the Eberhard-Karls-University in Tübingen, and was supported from 1996–1998 by the "Graduiertenförderung" of the State Baden-Württemberg (Germany).

8. References and bibliography of fossil Odonata from Araripe

Bechly, G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und der Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

– (1997): Phylogenetic Systematics of Odonata. – website on the Internet (URL: http://members.aol.com/odonatadat/phylogeny/bechly.htm). – [1997a]

– (1997): Die Libellen (und einige andere fossile Insekten) aus der Unterkreide von Brasilien (Santana). – 4. Fachgespräch "Fossile Insekten", Clausthal-Zellerfeld, 28–29 Juni 1997, Abstracts. – [1997b]

– (1997): Dragonflies from the Lower Cretaceous of Brazil. – Inclusion Wrostek, **27**: 9; Kraków. – [1997c]

– (1997): Dragonflies from the Lower Cretaceous of Brazil. – Meganeura, **1**: 27–28; Strasbourg. – [1997d]

– (1997): New fossil odonates from the Upper Triassic of Italy, with a redescription of *Italophlebia gervasuttii*, and a reclassification of Triassic dragonflies (Insecta: Odonata). – Riv. Mus. Civ. Sci. Nat. 'E. Caffi', **19**: 31–70; Bergamo. – [1997e]

– (1998): Santana – Die Schatzkammer fossiler Insekten aus der Unterkreide Brasiliens. – Fossilien, **2**: 95–99 (first part), **3**: 148–156 (second part); Korb.

Bechly, G., Nel, A., Martínez-Delclòs, X. & Fleck, G. (1998): Four new dragonfly species from the Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemeroscopidae, Sonidae, and Proterogomphidae fam. nov.). – Odonatologica, **27**(2): 149–187; Bilthoven.

Bechly, G., Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Jarzembowski, E.A., Coram, R., Martill, D., Fleck, G., Escuillié, F., Wisshak, M. M. & Maisch, M. (in prep.): A revision and phylogenetic study of Mesozoic Aeshnoptera, with description of several new families, genera and species (Insecta: Odonata: Anisoptera). – N. paläont. Abh.; Dresden. – [Submitted]

Borucki, H. (1996): Evolution und Phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). – Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) **35**: 95–226; Hamburg.

Brito, I.M. (1984): Nota preliminar sobre os insetos da Formaçao Santana, Cretáceo inferior da Chapada do Araripe. – XXXIII Congr. Brasil. Geol., Rio de Janeiro: 530–535.

Carle, F.L. (1995): Evolution, taxonomy, and biogeography of ancient Gondwanian Libelluloids, with comments on anisopterid evolution and phylogenetic systematics (Anisoptera: Libelluloidea). – Odonatologica, **24**(4): 383–424; Bilthoven.

CARLE, F.L. & WIGHTON, D.C. (1990): Odonata. Chapter 3. – *In*: GRIMALDI, D.A. (Eds.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 51–68; New York.

CARPENTER, F.M. (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: MOORE, R.C. & KAESLER, R.L. (Eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, 3–4. xxii + 655 pp.; Boulder – Lawrence (Geological Society of America – University of Kansas).

DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. (1990): Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. – Syst. Zool., **39**(4): 307–322; Washington.

– & – (1992): Phylogenetic taxonomy. – Ann. Rev. Ecol. Syst., **23**: 449–480.

Digital Fossil & National Science Museum Tokyo (1996): Santana 1 for Windows. Volume #1: The insects and spiders of the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil. – CD-ROM for MS-Windows™.

GRIMALDI, D.A. (Ed.) (1990): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 1–191; New York.

– (1991): The Santana Formation insects. – *In*: MAISEY, J.G. (Ed.) (1991): Santana fossils: an illustrated atlas: 379–406 ; Neptune City (T.H.F. Publications).

HANDLIRSCH, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. 1430 pp.; Leipzig (Engelmann).

HENNIG, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – Urbana (Univ. Illinois Press).

– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp.; Frankfurt a.M. (Kramer).

JARZEMBOWSKI, E.A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., BECHLY, G., NEL, A., CORAM, R. & ESCUILLIÉ, F. (in press): The Mesozoic non-calopterygoid Zygoptera: descriptions of new genera and species from the Lower Cretaceous of England and Brazil and their phylogenetic significance (Odonata, Zygoptera, Coenagrionoidea, Hemiphlebioidea, Lestoidea). – Cretaceous Res., **19**: 1–42; London. – [1998]

KUKALOVÁ-PECK, J. (1991): Chapter 6: Fossil history and the evolution of hexapod structures. – *In*: NAUMANN, I. D. (Ed.): The insects of Australia, A textbook for students and research workers (2nd ed.). **1**: 141–179; Melbourne (Melbourne University Press).

LOHMANN, H. (1996): Das Phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). – Entomologische Zeitschrift, **106**(6): 209–252 (first part); **106**(7): 253–296 (second part); **106**(9): 360–367 (first postscript); Frankfurt a.M.

MAISEY, J.G. (1990): Stratigraphy and depositional environment of the Crato Member (Santana Formation, Lower Cretaceous of N.E. Brazil). – *In*: GRIMALDI, D.A. (Ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 15–19; New York.

MARTILL, D.M., BRITO, P.M., WENZ, S. & WILBY, P.R. (1993): Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. – *In*: JARZEMBOWSKI, E. A. (Ed.): Palaeontological Association Field Guides to Fossils Series, **5**. 159 pp.; London (The Palaeontological Association).

MARTILL, D.M. & FREY, E. (1995): Colour patterning preserved in Lower Cretaceous birds and insects: The Crato-Formation of N.E. Brazil. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1995**: 118–128; Stuttgart.

MARTILL, D.M. & NEL, A. (1996): A new dragonfly from the Crato Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of N.E. Brazil. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1996**: 279–292; Stuttgart.

MARTINS-NETO, R.G. (1987): A paleoentomofauna Brasileira: estagio atual do conhecimento. – Anais X Congr. Brasil. Palaeontol., Rio de Janeiro, **1987**: 567–591.

– (1991): A Paleoentomofauna do Nordeste Brasileiro: Estado da Arte. – Atas XIV Simposio de Geologia do Nordeste, Recife, 1991, **12**: 59–62.

– (1992): A paleoentomofauna das bacias mesozoicas brasileiras e seu potencial para possiveis correlacoes bioestratigraficas entre depositos nao-marinhos. – *In*: I. Encontro sobre a sedimentacao continental das bacias mesozoicas brasileiras. – Acta Geologica Leopoldensia, **36**: 125–126.

MARTINS-NETO, R.G., CASTILLO, D.C., FRAGOSO, L.M., SANTOS, J.C. & VIEIRA, F.R. (1992): Paleofisiologia de insetos da Formaçao Santana, Cretáceo do nordeste do Brasil; Parte 1, Um caso de extrema especializacao em gafanhotoss. – *In*: II. Simposio sobre as bacias cretacicas brasileiras. – Boletim do Simposio sobre o Cretáceo do Brasil, **2**: 65–68.

NEEDHAM, J.G. (1903): A genealogic study of the dragonfly wing venation. – Proc. U.S. natn. Mus., **26**(1331): 703–764.

NEL, A., BECHLY, G., JARZEMBOWSKI, E.A. & MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. (in press): A revision of the fossil petalurid dragonflies (Insecta: Odonata: Anisoptera: Petalurida). – Paleontologia Lombarda; Milano.

NEL, A. & ESCUILLIÉ, F. (1994): A new dragonfly from the Lower Cretaceous of Brazil. – Palaeontology, **37**(4): 923–930; London.

NEL, A., JARZEMBOWSKI, E.A. & ROSS, A. (in press): Revision of *Araripelibellula martinsnetoi* Nel & Paicheler, 1994, fossil dragonfly from the Lower Cretaceous of Brazil (Odonata: Libelluloidea: Corduliidae). – Cretaceous Res.; London.

NEL, A., MARTÍNEZ-DELCLÒS, X., PAICHELER, J.-C. & HENROTAY, M. (1993): Les „Anisozygoptera" fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro hors-série, **3**: 1–311; Bois-d'Arcy.

NEL, A. & PAICHELER, J.-C. (1994): Les Gomphidae fossiles. Un inventaire critique (Odonata: Gomphidae). – Ann. Soc. entomol. Fr., (N.S.) **30**(1): 55–77; Paris. – [1994a]

– & – (1994): Les Libelluloidea fossiles autres que Libellulidae. Un inventaire critique (Odonata, Corduliidae, Macromiidae, Synthemistidae, Chlorogomphidae et Mesophlebiidae). – Nouv. Rev. Ent., (N.S.) **11**: 321–334; Toulouse. – [1994b]

PRITYKINA, L.N. (1977): New dragonflies from Lower Cretaceous deposits of Transbaikalia and Mongolia. – Trudy sovm. sov.-mongol. paleont. Eksped., **4**: 81–96. – [Russian]

– (1986): Two new dragonflies from the Lower Cretaceous deposits of West Mongolia (Anisoptera: Sonidae fam. nov., Corduliidae). – Odonatologica, **15**(2): 169–184; Bilthoven.

RIEK, E.F. (1976): A new collection of insects from the Upper Triassic of south Africa. – Ann. Natal Mus., **22**(3): 791–820; Pietermartitzburg, etc.

RIEK, E.F. & KUKALOVÁ-PECK, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

SCHLÜTER, T. & HARTUNG, M. (1982): *Aegyptidium aburasiensis* gen. nov., spec. nov. (Aeschnidiidae) und *Gondvanogomphus bartheli* gen. nov., spec. nov. (Gomphidae) aus mutmasslicher Unterkreide Südwest-Ägyptens (Anisoptera). – Odonatologica, **11**(4): 297–307; Bilthoven.

WÄGELE, J.W. (1994): Review of methodological problems of "computer cladistics" exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea: Isopoda). – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., **32**: 82–107; Hamburg, etc.

WESTFALL, M.J. (1980): Cretaceous dragonfly discovery in Brazil. – Selysia, **9**(2): 22; Gainesville.

WIGHTON, D.C. (1987): *Gomphaeschna obliqua* spec. nov., a new species of Gomphaeschninae from the Lower Cretaceous of northeastern Brazil (Anisoptera, Aeshnidae). – Odonatologica, **16**(3): 311–314; Bilthoven.

– (1988): Odonate fossils from the Lower Cretaceous of Northeastern Brazil. – Proc. 18th Internat. Congr. Entomol., Vancouver, Abstracts: 64.

WILLMANN, R. (1989): Palaeontology and the systematization of natural taxa. – *In*: SCHMIDT-KITTLER, M. & WILLMANN, R. (Eds.): Phylogeny and the classification of fossil and recent organisms. – Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) **28**: 267–291; Hamburg.

Author's address:

Dipl.-Biol. Günter Bechly, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Sigwartstr. 10, D-72076 Tübingen, Germany.
Email: Guenter.Bechly@t-online.de or GBechly@aol.com

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

s937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 265	37 S., 3 Taf., 14 Abb.	Stuttgart, 30. 9. 1998

Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland)

Sections from the Nusplingen Lithographic Limestone Formation (Upper Jurassic, Late Kimmeridgian, SW Germany)

Von Gerd Dietl, Günter Schweigert, Stuttgart; Matthias Franz, Freiburg im Breisgau und Matthias Geyer, Frauenfeld/Schweiz

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Mit 3 Tafeln und 14 Abbildungen

Abstract

Several sections from the Nusplingen Lithographic Limestone Formation (Upper Jurassic, Late Kimmeridgian, SW Germany) are reported from new wells and from surface exposures. The microfacies of several selected samples from turbidite horizons of the Nusplingen Lithographic Limestone and the underlying beds are briefly described and interpreted by help of polished slabs and thin sections. An overview is given on the time equivalent facies distribution in the area. Based on these data, a depositional model of the Nusplingen Lithographic Limestone is proposed.

Zusammenfassung

Aus neuen Forschungsbohrungen und Übertageaufschlüssen im Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland) werden die Profile und deren Korrelation dargestellt. Die Mikrofaziestypen einiger ausgewählter Proben aus Turbiditlagen innerhalb des Nusplinger Plattenkalks und aus dessen Unterlager werden anhand von polierten Anschliffen und Dünnschliffen kurz beschrieben und interpretiert. Über die mit dem Nusplinger Plattenkalk gleichaltrigen Bildungen in der Region wird ein Überblick gegeben. Aufgrund dieser Daten wird ein Ablagerungsmodell des Nusplinger Plattenkalks vorgestellt.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Bisheriger Kenntnisstand über das Nusplinger Plattenkalk-Profil 5
3. Bohrprofile 7
4. Übertage-Profile 15
5. Mikrofazielle Untersuchungen von Brekzienlagen im Nusplinger Plattenkalk und in deren Unterlager 23

Gedruckt mit Mitteln der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e.V.

6. Vorläufige Ergebnisse der Forschungsbohrungen 26
7. Zeitäquivalente Ablagerungen im weiteren Umfeld des Nusplinger Plattenkalks 27
8. Literatur 30

1. Einleitung

Im Gebiet des „Großen Heubergs“ auf der Hochfläche der südwestlichen Schwäbischen Alb (Blatt 7918 Meßstetten, SCHWEIZER 1994) befindet sich das einzige Vorkommen von fossilführenden Plattenkalken im Schwäbischen Jura, der bekannte Nusplinger Plattenkalk. Bei der neuerlichen Erforschung des oberjurassischen Nusplinger Plattenkalks seit Beginn der Grabungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart ab dem Frühsommer 1993 werden die an den beiden Grabungsstellen gewonnenen Fossilienfunde und sonstige geologische Beobachtungen

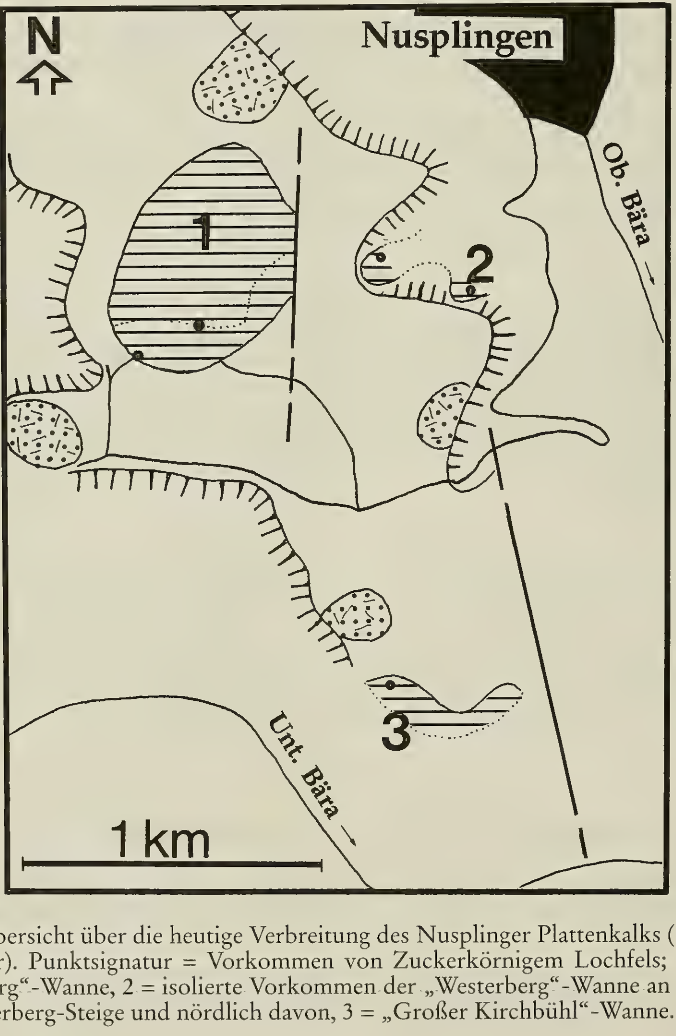


Abb. 1. Übersicht über die heutige Verbreitung des Nusplinger Plattenkalks (Streifensignatur). Punktsignatur = Vorkommen von Zuckerkörnigem Lochfels; 1 = „Westerberg“-Wanne, 2 = isolierte Vorkommen der „Westerberg“-Wanne an der alten Westerberg-Steige und nördlich davon, 3 = „Großer Kirchbühl“-Wanne.

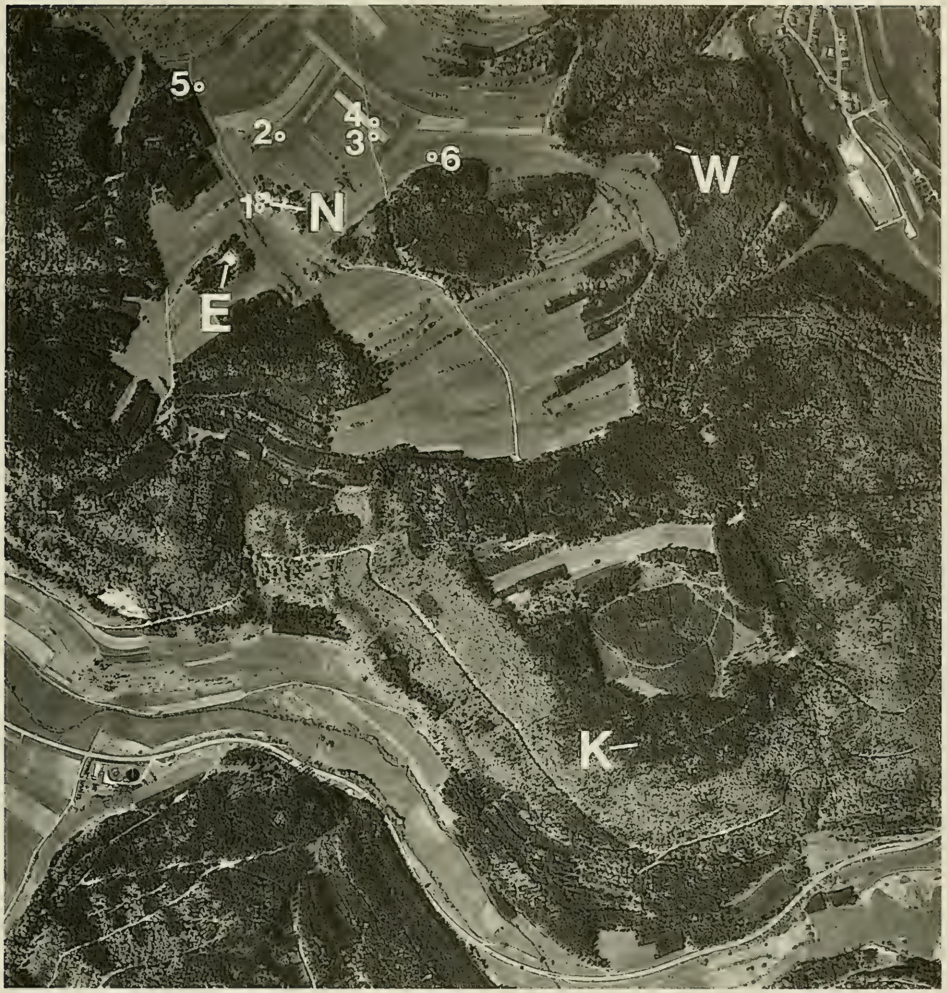


Abb. 2. Luftbild der Albhochfläche zwischen Egesheim und Nusplingen mit Lage der Bohrpunkte (1–6) und Aufschlüsse im Nusplinger Plattenkalk. E = Egesheimer Steinbruch; N = Nusplinger Steinbruch; K = Aufschluß am „Großen Kirchbühl"; W = Steinbruch an der Westerberg-Steige. Maßstab ca. 1 : 30000 (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

planmäßig dokumentiert (Dietl et al. 1995a, b, 1996, 1997). Um das daraus entstehende Bild zu komplettieren, erwies es sich als notwendig, zur Klärung der Ablagerungsbedingungen und der räumlich-zeitlichen Zusammenhänge auch in der weiteren Umgebung der Nusplinger Plattenkalk-Vorkommen umfangreichere Neuuntersuchungen vorzunehmen. Neben der genauen kartographischen Erfassung der anstehenden Gesteine wurden auch geopysikalische Methoden (Refraktionsseismik, Geoelektrik) angewandt, um eine Vorstellung über die räumliche Ausdehnung der Plattenkalkvorkommen zu erhalten (Abb. 1). Zur Eichung und Interpretation der geophysikalischen Meßergebnisse sowie zur Korrelation unterschiedlicher Teilprofile des an den Grabungsstellen oberirdisch anstehenden Nusplinger Plattenkalks wurden mehrere Kernbohrungen abgeteuft (Abb. 2, vgl. Kap. 3). Leider mußten die ersten Bohrungen aus organisatorischen Gründen bereits zu einem Zeitpunkt abgeteuft werden, als noch keine geophysikalischen Messungen vorlagen. Die Lage einiger Bohrpunkte wurde aber innerhalb der geophysikalischen Profilstrecken gewählt. Sämtliche Bohrungen befinden sich auf der Hochfläche des „Westerbergs“ W Nusplingen und dienten primär zur Aufklärung des Plattenkalkprofils in dem dortigen, von uns als „Westerberg“-Wanne bezeichneten Sedimentationsbecken.

Ein zweites, kleineres Plattenkalk-Vorkommen südlich der „Westerberg“-Wanne am Südhang des „Großen Kirchbühl“ wird als in einer eigenen Wanne abgelagert angesehen und daher als „Großer Kirchbühl“-Wanne bezeichnet. Weitere in der Literatur erwähnte Vorkommen von Nusplinger Plattenkalk in der Flur „Wittert“ bei Obernheim, am „Sandbühl“ bei Harthausen, westlich von Obernheim (GEBERT 1964) sowie in der Umgebung von Mahlstetten (FUCHS 1934; BERZ 1936) und westlich von Königsheim existieren nicht. Dort handelt es sich jeweils nur um flachwinklig zerscherte oder relativ dünnplattig absondernde Bankkalke, die faziell und genetisch nichts mit dem feinlaminierten Nusplinger Plattenkalk zu tun haben. Gleiches gilt für den sogenannten „Fridinger Plattenkalk“ an der „Bergsteig“ zwischen Fridingen und Mühlheim/Donau und den oberen Profilabschnitt des altbekannten, noch heute in einem kleinen Steinbruchbetrieb abgebauten „Kolbinger Plattenkalks“ bei Renquishausen, der bereits seit Jahrhunderten zu Bodenplatten u. ä. verarbeitet wurde. Der tiefere Profilabschnitt des Kolbinger Plattenkalks besteht dagegen tatsächlich aus Laminiten. Da letztere eine völlig abweichende Fazies aufweisen, dürfen diese nicht zur Nusplinger Plattenkalk-Formation gerechnet werden.

Auch in anderen Formationen des Oberjuras der Westalb (BERZ 1936; FRANZ et al. 1987; SCHREINER 1979) und auch der Ostalb (HÖLDER 1942: 341) treten gelegentlich als „Plattenkalke“ angesprochene Karbonate auf. In allen bisher dokumentierten Fällen handelt es sich jedoch nicht um echte Laminite, sondern wiederum nur um flachwinklig zerscherte, mikritische Bankkalke, teilweise aber auch um die schräggeschichteten Lagen am Top von Kalkturbiditen.

Die kartographisch dargestellten Plattenkalke auf der Ostseite des Oberen Bära-Tals bei Nusplingen (ZIEGLER 1987) kamen hingegen durch eine falsche Interpretation der Signatur in den Darstellungen von FUCHS (1937) oder GEBERT (1964) zustande und kommen in Wirklichkeit überhaupt nicht vor. Es ist freilich nicht auszuschließen, daß die Plattenkalke ursprünglich auch östlich des Oberen Bära-Tals vorhanden waren. Dort ist die Schichtenfolge jedoch so weit erodiert worden, daß gerade noch basale Partien der Liegenden Bankkalke in wenigen kleinen Reliktvorkommen erhalten geblieben sind. Das von FUCHS (1937) angegebene Plattenkalkvorkommen am „Käpfle“ NW Nusplingen konnte bereits GEBERT (1964) nicht mehr wiederfinden. Auch neue Kartierungsbegehungen ergaben im fraglichen Gebiet trotz günstiger Aufschlußverhältnisse nicht den geringsten Hinweis auf Plattenkalke, so daß hier von einem Irrtum auszugehen ist.

Abkürzungen im Text:

SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
GLA = Geologisches Landesamt Baden-Württemberg
[m] = mikroconche Ammonitenart
[M] = makroconche Ammonitenart.

Dank

Herrn Dr. E. Villinger (GLA Freiburg i. Br.) danken wir für seine Unterstützung, die es ermöglichte, daß Forschungsbohrungen im Nusplinger Plattenkalk abgeteuft werden konnten. Die prompte Ausführung dieser Bohrungen verdanken wir Herrn Bohrmeister Rieger und seinem Team von der Bodenprüfstelle des Regierungspräsidiums Tübingen. Nützliche Hinweise und tatkräftige Unterstützung erhielten wir außerdem von den ehrenamtlichen Mitarbeitern des Stuttgarter Naturkundemuseums B. Russ (Nusplingen) und R. Hugger (Albstadt-Onstmettingen). Weiterhin danken wir Herrn G. Gollembeck (GLA Freiburg i. Br.) für die Anfertigung von polierten Anschliffen und Dünnschliffen sowie Frau R. Harling (SMNS) für einige fotografische Arbeiten. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für ihre großzügige finanzielle Unterstützung der Untersuchungen des Nusplinger Plattenkalks (Projekt DI 680/1).

2. Bisheriger Kenntnisstand über das Nusplinger Plattenkalk-Profil

Eine Gesamtdarstellung des Nusplinger Plattenkalk-Profils existierte bisher nicht. Informationen zur Mächtigkeit der Plattenkalke beim früheren Steinbruchbetrieb waren lediglich aus QUENSTEDT (1843, 1877) zu entnehmen. So gibt QUENSTEDT (1877) an, zum damaligen Zeitpunkt habe ein Plattenbruch auf der Hochfläche des Westerbergs eine Tiefe von 36 Fuß erreicht. Dies entspricht ungefähr einer Mächtigkeit von 10,3 Metern, woraus man schließen muß, daß damals, je nach genauem Standort des Steinbruchs, das ganze oder zumindest nahezu das gesamte Plattenkalk-Profil aufgeschlossen gewesen sein muß.

Die erste exakte Aufnahme und Beschreibung eines Teilprofils im Nusplinger Steinbruch verdanken wir ALDINGER (1930). Kurze Charakterisierungen der Petrographie und des Fossilinhalts der einzelnen Teilkomplexe des ALDINGERschen Profils gaben FUCHS (1937) und FAHRION (1937). Bei den Grabungen in den 30er Jahren war der tiefere Abschnitt der Plattenkalke aber nicht mehr erreicht worden. Spätere Aufnahmen durch TEMMLER (1962) ergaben einige weitere isolierte Teilprofile vom „Großen Kirchbühl“ und im Bereich der alten Westerbergsteige, doch wurde ansonsten lediglich das ALDINGERsche Profil zitiert (GWINNER 1961; WESTPHAL 1992) sowie die auch später noch zugänglichen obersten Profilmeter näher charakterisiert (TEMMLER 1967). In den Kartenerläuterungen von Blatt 7918 Meßstetten (SCHWEIZER 1994) werden einige Profilangaben von TEMMLER (1962) ohne Bezug zur ALDINGERschen Schicht-Terminologie graphisch umgesetzt. Über den Untergrund der Plattenkalke und deren Lagerungsbeziehungen gibt es nur über das Profil an der alten Westerbergsteige einige dürftige Informationen (HAIZMANN 1902; SCHMIERER 1902; BERCKHEMER 1929; ROLL 1931). Die Angaben über das Plattenkalk-Unterlager in den alten Steinbrüchen auf der Hochfläche des Westerbergs sind nur schwer interpretierbar. Die Angabe von QUENSTEDT (1855: 33) über den Fund „schöner Marmorplatten, die man im Louvre zu verwerthen hoffte“, dürfte sich vermutlich auf eine Brekzienbank (K1 oder K2) innerhalb des Plattenkalk-Profils und nicht auf Gestein aus dem Plattenkalk-Unterlager beziehen.

Der biostratigraphische Rahmen wurde bereits verschiedentlich kurz dargestellt (SCHWEIGERT 1996; SCHWEIGERT et al. 1996b; SCHWEIGERT & ZEISS 1998). Darin werden die unten mehrfach genannten Faunenhorizonte der Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgiums eingeführt und erläutert. Eine ausführliche Darstellung der Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks ist in Vorbereitung (G.S).

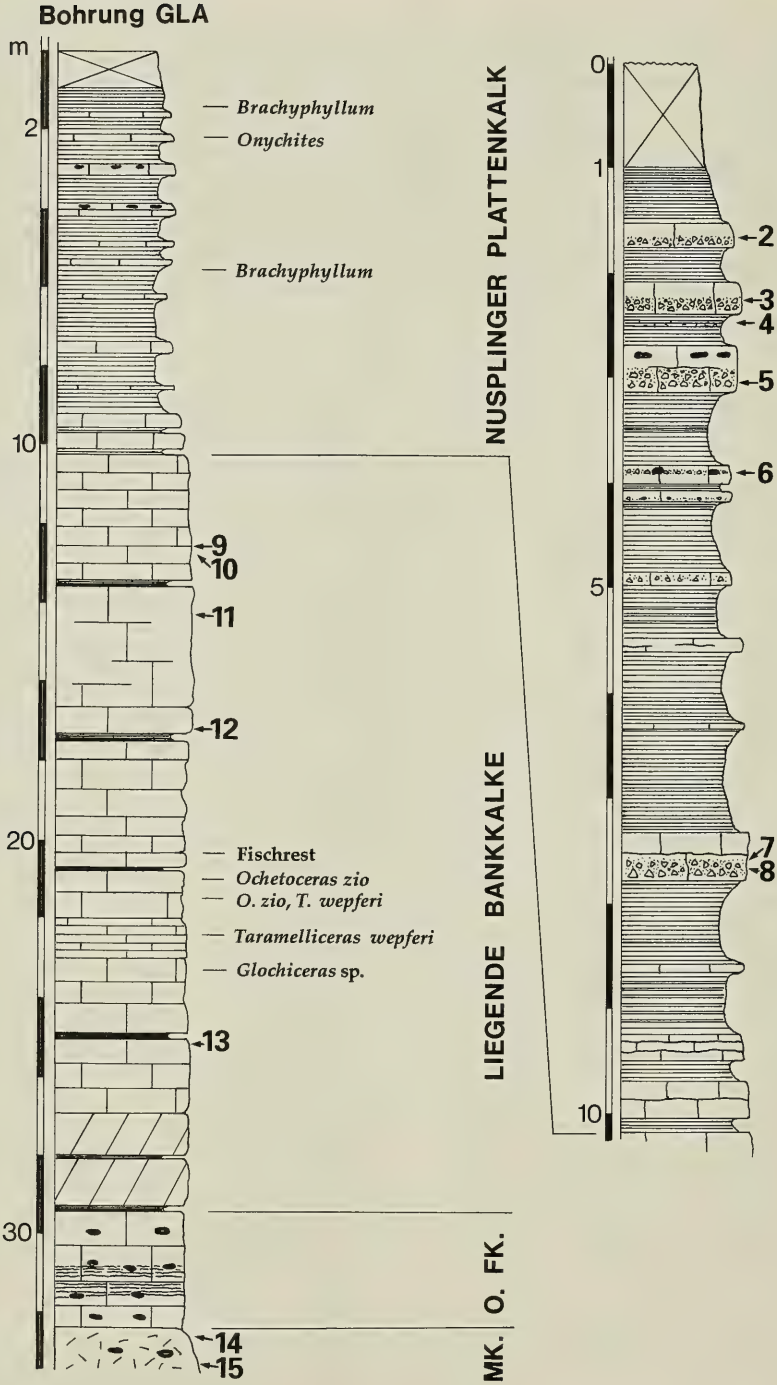

Bohrung GLA
m
2
10
20
30
Brachyphyllum
Onychites
Brachyphyllum
9
10
11
12
Fischrest
Ochetoceras zio
O. zio, T. wepferi
Taramelliceras wepferi
Glochiceras sp.
13
14
15
NUSPLINGER PLATTENKALK
LIEGENDE BANKKALKE
O. FK.
MK.
0
1
5
10
2
3
4
5
6
7
8

Abb. 3. Profil der Plattenkalk-Bohrung 1 (= RP 3/94; unmittelbar W des „Geologischen Steinbruchs“ auf Nusplinger Gemarkung). O. Fk.= Obere Felsenkalke; Mk. = Unterer Massenkalk; 2–15 = Proben Nusp 2–15.

3. Bohrprofile

Die Plattenkalk-Bohrung 1 (= RP 3/94)

Koordinaten: ^{34}90620, ^{53}31700, Höhe 902 m ü. NN.

Die unmittelbar westlich des Steinbruchs abgeteufte Bohrung 1 (Abb. 3) traf zunächst locker gepacktes Abraummaterial früherer Grabungen an. Aus diesem Grund und aufgrund eines leichten Schichtfallens mit östlicher Komponente sind die obersten Abschnitte des ALDINGERschen Profils nicht mehr in der Bohrung repräsentiert. Das darunterfolgende Plattenkalkprofil gestattet aber mittels der eingeschalteten Brekzienlagen eine eindeutige Korrelation mit dem ALDINGERschen Profil, das bald nach Abteufen der Bohrung im Zuge der Grabung im Nusplinger Steinbruch erneut freigelegt wurde und gegenwärtig (Frühjahr 1998) bis auf die Oberfläche der Schicht K1 abgebaut ist. Die tieferen Plattenkalk-Schichten, die bei den früheren Grabungen in diesem Jahrhundert nicht mehr angeschnitten wurden, führen weitere Brekzienlagen und einige andere bioturbate Bänke. Die Brekzienlagen wurden mit Hilfe von polierten Anschliffen und Dünnschliffen untersucht (vgl. Kap. 5). Besonders auffällig sind darüber hinaus die nur im tieferen Teil des Profil eingeschalteten stratiformen Silexlagen, die sich jeweils über eine größere Distanz verfolgen lassen. Sie gaben den entscheidenden Hinweis, daß dieselben Schichten im Egesheimer Steinbruch über Tage anstehen. Im untersten Abschnitt des Plattenkalk-Profils sind zwischen bioturbaten Kalkbänken einige dünne Plattenkalkpakete zwischengeschaltet. Darunter folgen abrupt dunkelblaue, entlang von Klüften partiell gebleichte mikritische Kalke, die ab und zu mergelige Einschaltungen aufweisen. Diese Kalke repräsentieren die Liegende Bankkalk-Formation. In einer Teufe von etwa 21,7 m konnte sogar im Kern ein besonders fossilreiches Niveau festgestellt werden, wie es auch über Tage an der alten Westerbergsteige auftritt. Im selben Kernquerschnitt konnten die beiden Indexarten des *zio-wepferi*-Horizonts der Ulmense-Subzone nebeneinander nachgewiesen werden (Abb. 4; vgl. BERCKHEMER 1929; ROLL 1931). Bei 29,6 m folgen sehr abrupt hellgelbliche, hochreine Bankkalke mit eingelagerten Kieselknollen. Sie sondern teilweise entlang von mikrostylolithischen Lösungsflächen im Zentimeterbereich dünnplattig ab, doch hat diese Absonderung faziell nichts mit der Lamination in den Nusplinger Plattenkalken im Hangenden zu tun. Diese hellen Bankkalke gehören zur Oberen Felsenkalk-Formation. Über ihre biostratigraphische Altersstellung sind aus der Bohrung keine Anhaltspunkte zu gewinnen. Unter den Bankkalken folgt ein gelblicher Schwammkalk der Unteren Massenkalk-Formation. Damit ist in der Bohrung der Untergrund der „Westerberg"-Wanne erreicht. An der alten Westerbergsteige folgen dagegen noch weitere Bankkalke der Oberen Felsenkalk-Formation, die in die Subeumela-Subzone datiert werden konnten. HAIZMANN (1902) beschrieb nämlich von hier zum ersten Mal das Indexfossil dieser Subzone, *Sutneria subeumela*, als „*Ammonites* n. sp.". Die Art wurde erst von SCHNEID (1914) mit Material aus dem Fränkischen Jura formell aufgestellt.

Nach den Daten der Bohrung 1 und dem ALDINGERschen Profil ergibt sich eine Gesamtmächtigkeit der Plattenkalke im Bereich des Steinbruchs von etwa 10,5 m. Das Profil wird nach oben im nördlichen und östlichen Steinbruchbereich flächendeckend von allochthonen, in die „Westerberg"-Wanne hineingeglittenen Schwammkalk-Blöcken abgeschlossen.

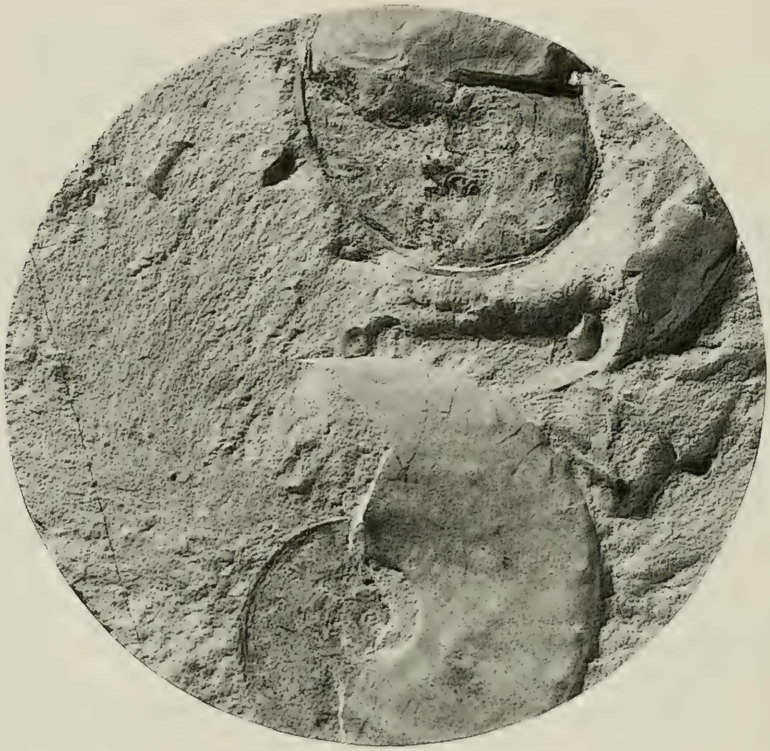


Abb. 4. Kernstück aus der Plattenkalk-Bohrung 1 (= RP3/94) mit den beiden Leitammoniten *Ochetoceras zio* (Oppel), oben, und *Taramelliceras wepferi* (Berckhemer), unten. Liegende Bankkalke, *zio-wepferi*-Horizont, Teufe 21,68 m. SMNS Inv.-Nr. 63603. – x1.

Die Plattenkalk-Bohrung 2 (= RP 2/95)

Koordinaten: ^{34}90660, ^{53}31830, Höhe 904 m ü. NN.

Die Bohrung 2 (Abb. 5) wurde wenig nördlich des Nusplinger Steinbruchs abgeteuft. Aufgrund der flachen Morphologie des Wiesengeländes im Umkreis des Bohransatzpunktes wurde angenommen, daß man sich noch im Ausstrichsbereich von Plattenkalken befindet. Nach älteren Kartendarstellungen reichen die Plattenkalke noch weit in die nördliche Richtung. Wenige Meter südlich des Bohrpunkts ließen charakteristische Gesteinsplättchen im Boden auf darunter anstehende Plattenkalke schließen. Überraschenderweise traf die Bohrung aber keine Plattenkalke an, sondern mächtige, etwas brekziöse Kalke, die einen echinodermenschuttreichen Schwammkalk überlagern. Das gesamte bei dieser Bohrung durchteufte Profil erwies sich als stark verkarstet mit zahlreichen Lehmeinschwemmungen und gelegentlichem Spülwasserverlust. Die ungewöhnliche Mächtigkeit der Brekzien und die Nachbarschaft von Plattenkalken wurde zunächst so interpretiert, daß hier exakt der Rand der „Westerberg"-Plattenkalkwanne angetroffen wurde. Die innerhalb der Plattenkalke eingeschalteten Brekzienlagen wären hier in proximaler Position zu einer einheitlichen Brekzie verwachsen. Der unterlagernde Massenkalk gehört der

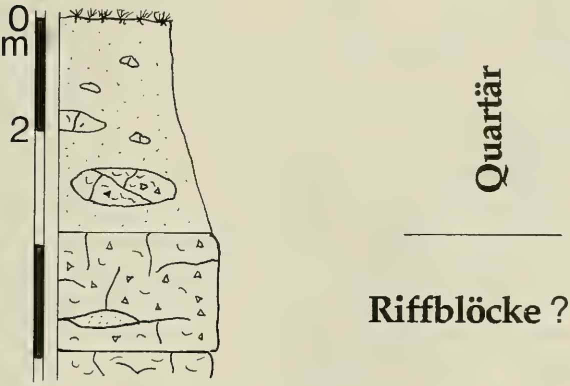


Abb. 5. Profil der Plattenkalk-Bohrung 2 (= RP 2/95) NNE des Nusplinger Steinbruchs.

Oberen Massenkalk-Formation an und kann durch den Fund eines Perisphinctiden in die basale Ulmense-Subzone (*zio-wepferi*-Horizont) gestellt werden.

Die erst im Frühjahr 1997 abgeteufte Bohrung 5 (s. u.) führte schließlich aber zu einer ganz anderen Interpretation. Danach handelt es sich bei den angetroffenen Massenkalken nicht um die Riffe am Wannenrand, sondern um große, in die Plattenkalkwanne hineingestürzte bzw. -geglittene Blöcke von älterem Riffgestein. In geringfügig größerer Teufe wäre vermutlich noch ein normales Plattenkalkprofil angetroffen worden. Nicht völlig auszuschließen wäre allerdings, daß der angetroffene Massenkalk aus der Tiefe in die Plattenkalkwanne als autochthone Struktur hinaufragt, doch erscheint diese Vorstellung aufgrund der angetroffenen Gesteinsfazies ziemlich unwahrscheinlich.

Die Plattenkalk-Bohrung 3 (= RP 3/95)

Koordinaten: ^{34}90660, ^{53}31830, 907,5 m ü. NN.

Da früher in der Nähe des Ansatzpunktes der Bohrung 3 beim Bau eines Wasserleitungsgrabens Plattenkalke anstehend beobachtet worden waren (mündl. Mitt. B. Russ, Nusplingen), schien dieser östlich des Feldwegs und der Druckwasserleitung der Landeswasserversorgung gelegene Punkt geeignet, um in diesem Querschnitt der Westerberg-Wanne ein möglichst vollständiges Plattenkalk-Profil zu durchteufen. Überraschenderweise wurde hier jedoch kein Plattenkalk angetroffen, sondern lediglich eine mächtige Lehmfüllung mit einzelnen darin eingelagerten, allochthonen Kalkblöcken. Fragmente von Plattenkalk waren hingegen nicht zu beobachten. Wegen des fortgesetzt starken, zuletzt sogar vollständigen Spülwasserverlustes mußte die Bohrung bei einer Teufe von 8,0 m abgebrochen werden, ohne anstehenden Fels erreicht zu haben.

Die Bohrung 3 war offensichtlich über einer oberflächlich nicht erkennbaren Karststruktur angesetzt worden. Auch in der weiteren Umgebung des Bohrpunkts gibt es zur Zeit keinerlei offenkundige Hinweise auf Verkarstungen in Gestalt von Dolinen. Allerdings waren südlich davon bei Baumaßnahmen für die erwähnte Wasserleitung stark verkarstete Schwammkalke mit eingelagertem Bohnerzlehm angetroffen worden (mündl. Mitteilung B. Russ, Nusplingen).

Die Plattenkalk-Bohrung 4 (= RP 4/95)

Koordinaten: ³⁴90920, ⁵³31890, Höhe 905 m ü. NN.

Im Anschluß an die ungünstig angesetzte Bohrung 3 wurde, um mit Sicherheit den Plattenkalk anzutreffen, 60 Meter weiter nördlich eine weitere Bohrung angesetzt. In einem benachbarten Acker bezeugten wiederum Lesesteine aus Plattenkalk, daß in diesem Querschnitt der „Westerberg"-Wanne Plattenkalke oberflächlich ausstreichen. Noch weiter nördlich stehen hingegen auf einem Feldweg bereits Schwammkalke an, die den Rand der Plattenkalkwanne anzuzeigen schienen. Auf der amtlichen Geologischen Karte ist der Ausstrich des Plattenkalks in diesem Bereich noch weit nach Norden eingezeichnet. Aus dem anstehenden Schwammkalk des Feldwegs konnte zur Datierung ein Ammonit geborgen werden. Es handelt sich um einen schlecht erhaltenen, grobrippigen Perisphinctiden, der sich mit solchen aus der basalen Ulmense-Subzone (*zio-wepferi*-Horizont α) vergleichen läßt.

In der Bohrung 4 (Abb. 6) wurde unter der Bodenbedeckung zunächst statt des erwarteten Plattenkalks ein Schwammkalk angetroffen, in dessen oberem Abschnitt auch leicht geschichtete Partien erkennbar waren. In einer solchen geschichteten Einlagerung wurde in einer Teufe von 4,3 m ein Exemplar von *Glochiceras lens* geborgen. *Glochiceras lens* kommt vorwiegend in der höheren Setatum-Subzone und besonders häufig auch im tieferen Abschnitt der Ulmense-Subzone, dem *zio-wepferi*-Horizont vor. Die Art kommt auch noch in den Plattenkalken am Großen Kirchbühl und im tieferen Teil des Egesheimer Steinbruchs gelegentlich vor. Ein völlig eindeutiger Hinweis auf die Altersbeziehung zwischen diesem Kalk und dem Nusplinger Plattenkalk ist dadurch allerdings nicht gegeben. Es erscheint aber am wahrscheinlichsten, daß es sich in Analogie zu der Situation am benachbarten Feldweg oder auch am „Großen Kirchbühl" (vgl. S. 21) um verschwammte Äquivalente der Liegenden Bankkalke handelt. Darunter folgte in der Bohrung ein mächtiger, gelbbrauner Bohnerzlehm mit rotbraunen Schlieren und einzelnen darin eingelagerten Massenkalkblöcken. Teilweise waren auch offene Hohlräume vorhanden, in denen Spülwasserverlust auftrat. Nach Durchteufen der insgesamt 7,2 m mächtigen Hohlraumfüllung wurden steilstehende Plattenkalke angetroffen, die von einer grauen, nach ihrer ungewöhnlichen Mächtigkeit zu urteilen, ebenfalls steilstehenden, mikritischen Kalkbank überlagert waren. Eigentümlicherweise nahm die Verstellung der Plattenkalke zum Liegenden zu rasch ab, bis sie schließlich wieder völlig söhlig lagerten. Das durchteufte Plattenkalkprofil ist durch mehrere Brekzienbänke und Silexlagen gegliedert. Es läßt sich dadurch mit dem tieferen Teil des Plattenkalks in der Bohrung 1 und möglicherweise auch mit dem Übertageprofil an der Westerbergsteige korrelieren. Unter den Plattenkalken folgen dunkelgraue, hochgradig bioturbierte, mikritische Kalke der Liegenden Bankkalk-Formation. Einige Ammonitenreste belegen wie in der Bohrung 1 den fossilreichen *zio-wepferi*-Horizont der Ulmense-Subzone. Bei 27,5 m wurde die Bohrung noch innerhalb der Liegenden Bankkalk-Formation abgebrochen.

Recht kompliziert gestaltet sich die Interpretation des höheren Teils des Bohrprofils ab dem obersten Abschnitt des Plattenkalks. Bei Annahme einer normalen Gesteinsabfolge müßte man annehmen, daß der Rand der Plattenkalkwanne an dieser Stelle nicht nur sehr steil war, sondern sogar überhing. Dies erscheint jedoch nicht sehr plausibel, zumal eine vergleichbare Erscheinung in Übertage-Aufschlüssen noch nie beobachtet wurde. Eigentümlich ist das allmähliche Ausklingen des Einfal-

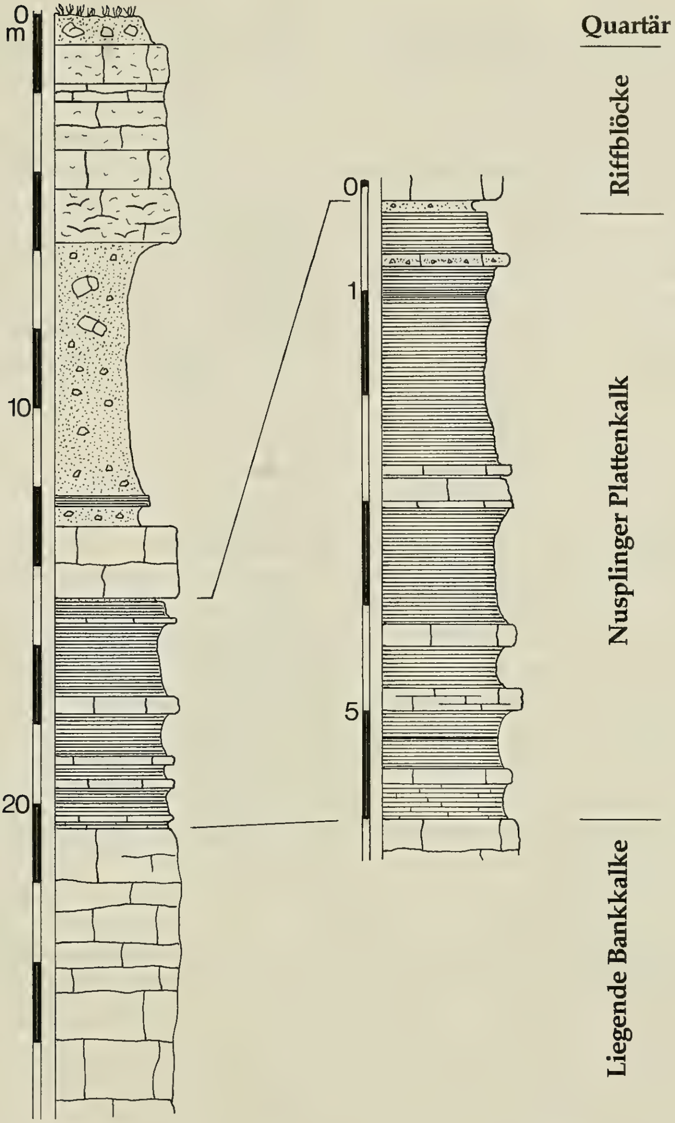


Abb. 6. Profil der Plattenkalk-Bohrung 4 (= RP4/95) im Bereich einer tektonischen Tiefscholle im östlichen Teil der „Westerberg"-Wanne.

lens des Plattenkalks mit zunehmender Teufe. Das Fehlen von Gleitstriemen spricht dagegen, daß es sich bei diesem Plattenkalk lediglich um ein synsedimentäres Gleitpaket handelt. Normalerweise würde man mit Annäherung an den Untergrund der Plattenkalkwanne mit der Teufe eine Zunahme des Einfallens der Schichten annehmen, da sich das Relief des Untergrunds durchpaust. Ebensolche Verhältnisse kann man bei der Anlagerung der Plattenkalke an den Massenkalk des „Großen Kirchbühls" und im Egesheimer Steinbruch tatsächlich auch beobachten. Das steile Einfallen der Schichten direkt unter der lehmigen Hohlraumfüllung könnte als Hinweis auf eine Störungszone interpretiert werden, entlang der der tiefere Untergrund der Plattenkalkwanne tektonisch aufgeschleppt wurde. Im Bereich einer solchen Störungszone würde dann die intensive Verkarstung aufgrund der besseren Wasserwegsamkeiten verständlich.

Die im Frühjahr 1997 abgeteufte Bohrung 5 (s.u.) gibt allerdings Anlaß zu einer alternativen Deutung, die wohl die wahrscheinlichere Lösung darstellt. Danach handelt es sich bei dem Gesteinspaket, das den Plattenkalk überlagert, um einen vom weiter entfernten Wannenrand abgebrochenen und in die Plattenkalksedimente hineingestürzten präfossilisierten Massenkalkblock, der bei seinem Auftreffen die dort lagernden Plattenkalke stark deformierte. Für diese Version spricht auch, daß der auf dem nahegelegenen Feldweg zu Tage tretende Schwammkalk ein Block ähnlicher Entstehung sein dürfte. Dessen angedeutet flaserige Schichtung gibt nämlich einen deutlichen Hinweis auf eine Rotation.

Die Plattenkalkbohrung 5 (= RP 1/97)

Koordinaten: ^{34}90510/^{53}31910, Höhe 914 m ü. NN.

Beim Vergleich zwischen dem oberflächlich kartierbarem Plattenkalk-Ausstrich und den vorläufigen Ergebnissen der refraktionsseismischen und geoelektrischen Untersuchungen ergaben sich starke Diskrepanzen, die nur mittels weiterer Bohrungen aufgeklärt werden konnten. Zu diesem Zweck wurde im März 1997 nördlich des „Geologischen Steinbruchs“ innerhalb einer seismischen und geoelektrischen Profillinie eine zusätzliche Bohrung angesetzt (Abb. 7). Nach der seismischen Untersuchung war dort eine mit Plattenkalk gefüllte Struktur zu erwarten, für die aber weder die geoelektrische Untersuchung noch die Oberflächenkartierung irgendwelche Hinweise ergaben. Zunächst wurde unter lehmiger Überdeckung ein pelmikritischer bis oolithischer Massenkalk erbohrt, der in seinem tiefsten Abschnitt in einen Schwammkalk überging. Geopetalgefüge innerhalb des Massenkalks und auch die senkrechte Anordnung von tellerförmigen Schwämmen zeigten eindeutig, daß das gesamte Gestein um 90° rotiert gelagert ist, sich also nicht mehr in primärer Ablagerungsposition befinden kann. Unter diesem Schwammkalk folgte dann überraschenderweise das bisher mächtigste bekannte Plattenkalkprofil mit insgesamt 17 m Plattenkalk, das schließlich in einer Teufe von 23,3 m von mikritischen und brekziösen Kalken unterlagert wurde, die zur Formation der Liegenden Bankkalke gehören.

Die Bohrung 5 gibt zusammen mit anderen Beobachtungen im höchsten Profilabschnitt eine Erklärung für die geringe Verbreitung des Nusplinger Plattenkalks über Tage. Die Plattenkalk-Sedimentation wurde offensichtlich durch ein katastrophales Ereignis beendet, bei dem Blöcke der übersteilten Wannenränder plötzlich in das Becken hineingestürzt oder abgeglitten sind, und das gesamte Vorkommen damit verschüttet wurde. Als Auslöser dieses Vorgangs muß man wohl ein starkes Seebeben annehmen. Die Überdeckung durch die verwitterungsresistenten Blockschichten schützt nun das Plattenkalkprofil vor der Abtragung, so daß der Plattenkalk nur an einigen wenigen Stellen ausstreicht, an denen dieser schützende Deckel bereits entfernt ist. Die Verbreitung des Plattenkalks im Untergrund läßt sich jedoch nach Kenntnis dieses Umstands durch eine Auskartierung der autochthonen Wannenränder recht genau umgrenzen, da sich diese in der heutigen Geländemorphologie deutlich abzeichnen.

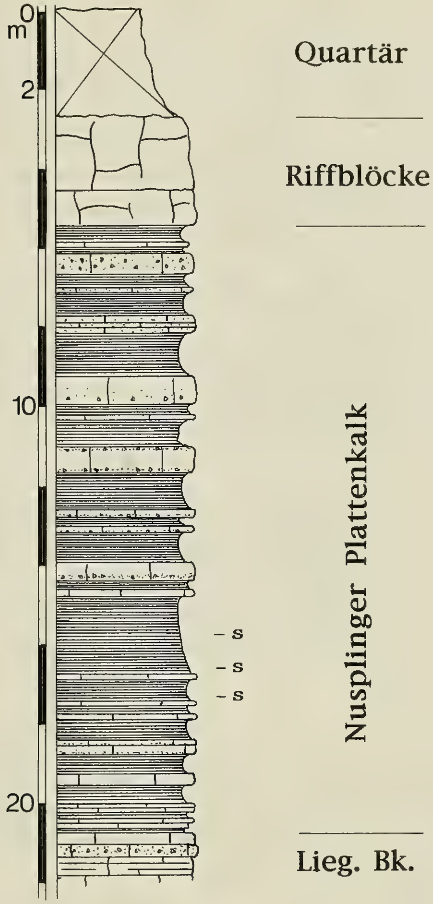


Abb. 7. Profil der Plattenkalk-Bohrung 5 (= RP 1/96) im nördlichen Teil der „Westerberg"-Wanne. Hier wurde die höchste Mächtigkeit des Nusplinger Plattenkalks angetroffen. s = Silexlagen.

Die Plattenkalk-Bohrung 6 (= RP 2/97)

Koordinaten: ^{34}91100/^{53}31730, Höhe 902 m ü. NN.

Die Bohrung 6 (Abb. 8) wurde abgeteuft, um die Lagerungsverhältnisse im östlichen Teil der „Westerberg"-Wanne zu klären. Obwohl nach Extrapolierung des Wannenrands der Ansatzpunkt der Bohrung innerhalb der „Westerberg"-Wanne liegt, wurde kein Plattenkalk angetroffen. Unter einer mächtigen, staunassen Lehmschicht folgten blaugraue Kalkbänke mit Einschaltungen von Mergelzwischenlagen, die nur der Liegenden Bankkalk-Formation angehören können. Die Kalkbänke enthalten gelegentlich Riffschutt; zuweilen kann man bereits von Brekzien sprechen. Das Gestein ist lediglich entlang von Klüften oxidiert. Durch die fehlende Entfärbung, die sonst mit der Pyritoxidation einhergeht, ist die starke Bioturbation der Kalke (*Chondrites*) noch sehr gut zu erkennen. In einer Teufe von 12,1 m folgt unter

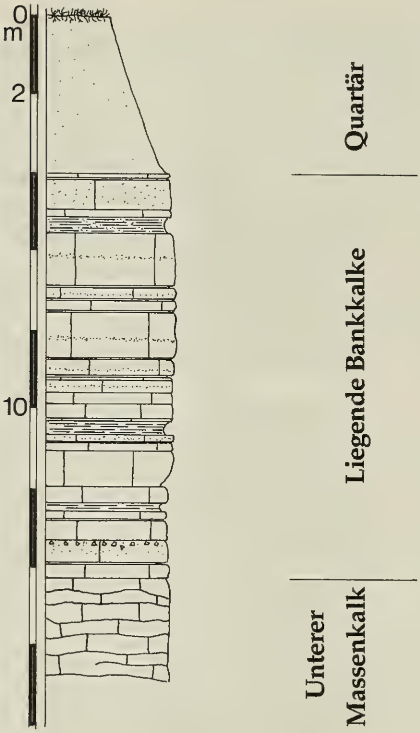


Abb. 8. Profil der Plattenkalk-Bohrung 6 (= RP 2/96) auf einer Hochscholle im östlichen Teil der „Westerberg"-Wanne. Der Nusplinger Plattenkalk ist bereits abgetragen, so daß das Unterlager zum Vorschein kommt.

einer groben Riffschutt-Brekzie, die ein deutliches Einfallen aufweist, ein flaserig absondernder Massenkalk mit Brachiopoden (Unterer Massenkalk). Eine entsprechende Fazies findet man in der Regel im Hangbereich von Schwammriffen.

Die noch in großer Mächtigkeit angetroffenen Liegenden Bankkalke und die Fazies des Massenkalks im Untergrund zeigen an, daß die Bohrung innerhalb der Wannenstruktur abgeteuft wurde, die Plattenkalke hier aber bereits abgetragen sind. Diese Abtragung beruht nicht auf dem primären Längsrelief der „Westerberg"-Wanne, wie es am Albtrauf sichtbar wird, sondern auf einer tektonischen Heraushebung des östlichen Teils der „Westerberg"-Wanne. Auch in den geophysikalischen Profilen wurden Hinweise auf eine Störung gefunden, die offensichtlich einen N-S-Verlauf besitzt. Eine Störung ähnlicher Streichrichtung dürfte auch zwischen dem Gebiet des „Staufenbergs" und dem „Großen Kirchbühl" verlaufen, wie bereits von Fuchs (1937) vermutet wurde. Die größerflächige Erhaltung von Plattenkalk beruht daher nicht nur auf einem primär sehr stark reliefierten Meeresboden, sondern zu einem Teil auch auf tektonischer Absenkung.

4. Übertage-Profile

Das Plattenkalk-Profil an der Westerbergsteige

Koordinaten: ^{34}91550, ^{53}31790, Steinbruchbasis in Höhe 890 m ü. NN.

An der Westerbergsteige existieren übereinanderfolgend zwei kleine, aufgelassene Steinbrüche im Nusplinger Plattenkalk. Die obere Grube ist fast völlig verwachsen. Hierbei handelt es sich um die Lokalität, an der der Nusplinger Plattenkalk zuerst entdeckt und abgebaut wurde, und von der ihn QUENSTEDT (1843) erstmals beschrieb. Dieser historische Aufschluß stellt nicht nur die Typuslokalität des Nusplinger Plattenkalks dar, sondern gleichzeitig auch diejenige für seinen „Weißjura zeta". Der unmittelbar darunterfolgende Steinbruch, von TEMMLER (1964) ausschnittsweise beschrieben, wurde erst in den Jahren nach dem 2. Weltkrieg zur Gewinnung von Baumaterial angelegt und bald darauf schon wieder aufgegeben. Das heute noch aufgeschlossene Profil ist in Abb. 9 dargestellt. Der dortige Plattenkalk wird durch 7 bioturbate oder brekziöse Kalkbänke gegliedert. Besonders bemerkenswert ist die brekziöse Bank W5, die auch von TEMMLER besonders hervorgehoben wird. Sie schwankt innerhalb kürzester Distanz in ihrer Mächtigkeit zwischen 10 und 70 cm, wobei die Unterfläche ungestört ist. Die unterschiedliche Mächtigkeit kommt möglicherweise dadurch zustande, daß bereits prälithifizierte Abschnitte herausgeschert sind, wobei der freigewordene Raum von Plattenkalken aufgefüllt

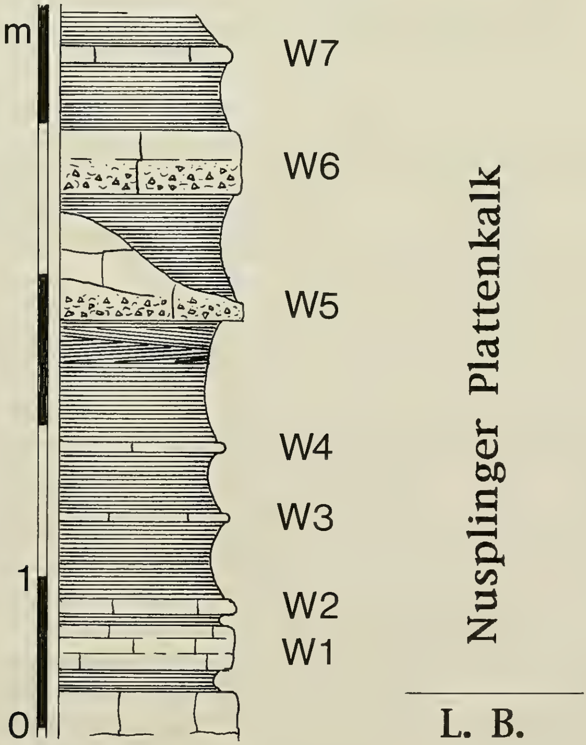


Abb. 9. Plattenkalkprofil der alten Westerbergsteige.

wurde. Es wird aus dem gegenwärtigen Aufschlußbild nicht eindeutig klar, was das Abscheren von prälithifiziertem Material bewirkte, und ob die eingelagerten Plattenkalke vielleicht selbst Rutschkörper darstellen. Für letzteres spricht, daß die einzelnen Plattenkalk-Laminae jeweils an der Grenze zur Brekzienbank anstoßen, während sie eigentlich das entstandene Relief auskleiden müßten. Eine Deformation der zwischengelagerten Plattenkalke ist allerdings nicht erkennbar. Das Profil läßt sich im basalen Teil sowohl mit dem Profil der Bohrungen 1 und 5 als auch mit dem der nähergelegenen Bohrung 4 einigermaßen parallelisieren. Die Korrelation der Bank W5 und der darüberfolgenden Brekzienbank W6 ist hingegen unklar. Auffällig ist, daß der Plattenkalk unter der Brekzienbank W5 in den obersten 0,3 Metern bereits Schichtunregelmäßigkeiten aufweist, die auf Gleitvorgänge zurückzuführen sind. Hierin besteht eine Analogie zu den Verhältnissen unterhalb der Brekzienbank DB2 im Profil des Egesheimer Steinbruchs (Abb. 10). Möglicherweise entsprechen daher die Bänke DB 1 und DB2 mit dem geringmächtigen zwischengelagerten Plattenkalk Pk 2 bereits den beiden Brekzienbänken W5 und W6 der Westerbergsteige. In diesem Fall wäre das Profil der Westerbergsteige gegenüber der Bohrung 1 unvollständig. Für diese Ansicht spricht das völlige Fehlen der auffälligen Silexlagen, die im fraglichen Abschnitt eigentlich zu erwarten wären.

Unterhalb des Steinbruchs wittern entlang des Waldwegs scherbig aufwitternde, hellgraue Bankkalke heraus, die zur Liegenden Bankkalk-Formation gehören. Mehrere Bänke sind außerordentlich fossilreich und belegen den bereits in den Bohrungen 1 und 4 angetroffenen *zio-wepferi*-Horizont α der Ulmense-Subzone (vgl. BERCKHEMER 1929; ROLL 1931). Bei systematischen Aufsammlungen konnten hier neben einem Nautiliden folgende Ammonitenarten nachgewiesen werden (Material im SMNS):

Ochetoceras zio (OPPEL) [M], *Taramelliceras wepferi* (BERCKHEMER) [M], *Glochiceras lens* BERCKHEMER [m], *Lingulaticeras nodosum* ZIEGLER [m], „*Lithacoceras*“ *paraboliferum* (BERCKHEMER & HÖLDER) [m], „*Lithacoceras*“ *oxypleurus* (HERBICH) [m], *Lithacoceras* n. sp. aff. *ulmense* (= *Perisphinctes ulmensis* [OPPEL] in BERCKHEMER & HÖLDER 1959, Taf. 10 Fig. 50) [M], *Aspidoceras* sp. [M], *Hybonoticeras harpephorum* (NEUMAYR) [M].

Darunter bestehen derzeit keine günstigen Aufschlußverhältnisse mehr. HAIZMANN (1902) fand jedoch an dieser Steige zum ersten Mal die später von SCHNEID (1914) beschriebene *Sutneria subeumela*, wodurch das Vorhandensein der Subeumela-Subzone nachgewiesen ist. Die Setatum-Subzone ließ sich hier bis jetzt nicht durch entsprechende Fossilfunde nachweisen, dürfte aber in geringmächtiger Entwicklung vorliegen.

Entlang des Forstwegs oberhalb der beiden Plattenkalk-Aufschlüsse kamen bei Wegebaumaßnahmen auf wenige Meter Distanz etwas unregelmäßig aufspaltende Plattenkalke zum Vorschein, die einen makrocochen, auf den Innenwindungen außerordentlich feinrippigen Perisphinctiden (*Lithacoceras* sp.) lieferten. In unmittelbarer Nachbarschaft stehen nicht datierbare Schwammkalke an. Der Ammonitenfund läßt nach Vergleichsstücken darauf schließen, daß die Plattenkalke in den Aufschlüssen an der Westerbergsteige nicht bis zur Hangoberkante gleichförmig lagern oder gar unter dem Schwammkalk hindurchstreichen, sondern daß diese Schwammkalke bereits das Liegende der relativ steil anlagernden Plattenkalke darstellen. Nördlich des Plattenkalkvorkommens stehen am Hang gleichfalls verschwammte

Kalke an, die zahlreiche Brachiopoden führen. Einige Ammonitenreste aus diesen Kalken belegen wiederum den *zio-wepferi*-Horizont α, so daß man annehmen muß, daß die Plattenkalke hier nur eine tiefe Depression im Relief der Schwammriffe auffüllen. Man darf wohl annehmen, daß das Plattenkalkvorkommen an der Westerbergsteige von der eigentlichen „Westerberg"-Wanne nur durch die junge Erosion des Bäratals isoliert wurde, aber ursprünglich zum selben Sedimentationsraum gehörte.

Der Plattenkalk am Osthang des Westerbergs

Koordinaten: ^{34}91360, ^{53}31930, Höhe ca. 885 m ü. NN.

Am Osthang des Westerbergs steht ähnlich wie an der alten Westerberg-Steige ein relikthaftes Vorkommen von Plattenkalk an, das bereits von SCHMIERER (1902) erwähnt wurde. Ein kleiner Aufschluß wurde von TEMMLER (1964) als „Schürfgrube" bezeichnet. Der Plattenkalk des kleinen Vorkommens kann aufgrund des sehr kurzen aufgeschlossenen Profilabschnitts nicht sicher mit dem Profil an der Westerberg-Steige korreliert werden. Es steht jedoch außer Zweifel, daß diese beiden Vorkommen ursprünglich miteinander in Verbindung standen. In den Plattenkalk sind mehrere größere Riffblöcke eingelagert, welche die Schichtung deformieren. Im Gegensatz zur Darstellung bei TEMMLER (1964, Taf. 19) zieht der Plattenkalk nicht unter der westlich anschließenden Hochfläche des Westerbergs durch, sondern lagert an ein sehr steiles Relief an. GWINNER (1961: 582) erwähnte von hier das Auftreten von Gleitfalten und ein Anlagerungsgefüge mit einem Einfallen von mehr als 45°. Heute ist entlang des Forstwegs am Albtrauf oberhalb der „Schürfgrube" die Auflagerung des Plattenkalks auf flaserigen Massenkalk gerade noch aufgeschlossen.

Das Plattenkalk-Profil im Nusplinger Steinbruch

Koordinaten: ^{34}90630, ^{53}31690, Höhe 900 m ü. NN.

Der heute im Besitz der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg befindliche Nusplinger Steinbruch befindet sich in einem alten Steinbruchareal, aus dem die Fossilfunde sämtlicher älteren Grabungen seit der Mitte des letzten Jahrhunderts herstammen (vgl. DIETL et al. 1995b). In der Region wird der Nusplinger Steinbruch auch als „Geologischer Steinbruch" bezeichnet. Umfangreiche, meist bewachsene Abraumhalden um den heutigen Steinbruch herum künden vom alten Steinbruchbetrieb. Das von ALDINGER (1930) publizierte Profil (Abb. 10) gibt die Verhältnisse in diesem Steinbruch treffend wieder. Seine Gliederung wird auch bei der neuen Grabung verwendet. Auf der Nord- und der Ostseite des Steinbruchs wird der Plattenkalk von Massenkalk überlagert, der den darunter befindlichen Plattenkalk auf vielfältige Weise deformiert. TEMMLER (1967) dokumentierte einen größeren Ausschnitt dieses Bereichs. Auch WESTPHAL (1991) gab Ausschnitte davon wieder. Bei dem überlagernden Massenkalk handelt es sich um allochthone, von den Rändern der „Westerberg"-Wanne herabgestürzte oder -geglittene Blöcke, die den weiter nördlich in der Bohrung 5 im Hangenden des Plattenkalks angetroffenen Schichten entsprechen. Im Bereich der neuen Grabungsstelle im südwestlichen Teil des Steinbruchs ist dieses Überlager samt dem unmittelbar darunterfolgenen Plattenkalk A bereits abgetragen. Innerhalb des Steinbruchs verlaufen mehrere NNW–SSE strei-

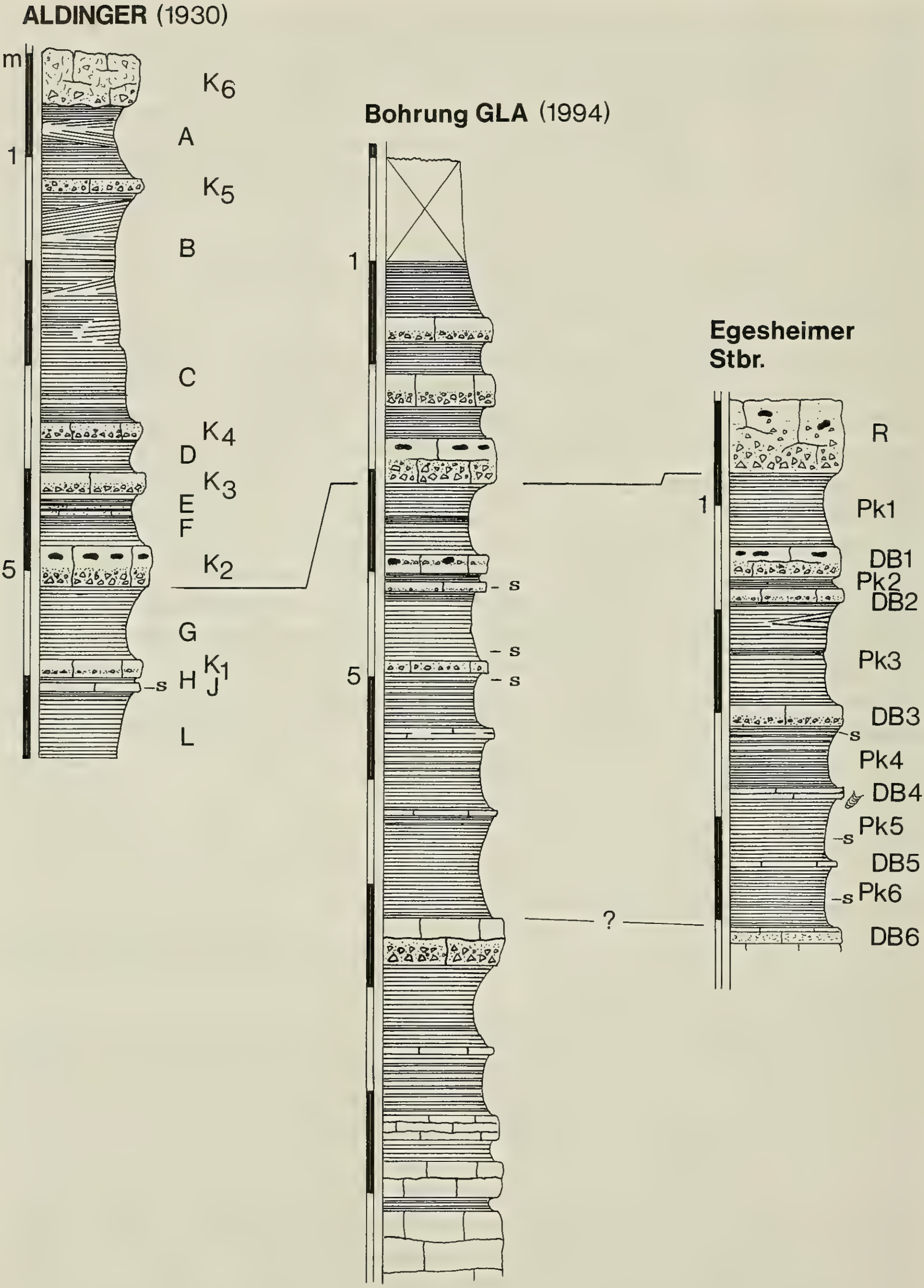

ALDINGER (1930)
m
1
5
K6
A
K5
B
C
K4
D
K3
E
F
K2
G
K1
H
J
L
s
Bohrung GLA (1994)
1
5
s
s
s
Egesheimer Stbr.
1
R
Pk1
DB1
Pk2
DB2
Pk3
DB3
s
Pk4
DB4
s
Pk5
DB5
s
Pk6
DB6
?

Abb. 10. Profilkorrelation des Plattenkalks zwischen dem Profil von Aldinger (1930) mit der Plattenkalk-Bohrung 1 und dem Übertageprofil im Egesheimer Steinbruch. s = Silexlagen.

chende Abschiebungen mit geringen Sprunghöhen; ansonsten lagern die Schichten im Nusplinger Steinbruch nahezu söhlig. Der Plattenkalk wird durch mehrere gradierte Brekzienbänke gegliedert, die von FUCHS (1937) beschrieben und von GWINNER (1961) erstmals ausführlicher dargestellt wurden. Sie dienten MEISCHNER (1964, Taf. 2, Fig. B) als eines seiner Beispiele für sogenannte „allodapische Kalke".

Der deformierte Plattenkalk der Horizonte A und B ist durch seine gestriemten Oberflächen in der Regel noch im Handstück leicht zu erkennen. Der Plattenkalk der Schichten C, D, F und G weist teilweise eine dunkelgraue bis graublaue Färbung auf. Diese rührt von einem hohen Kerogenanteil her, der trotz der geringen Bedeckung erhalten geblieben ist. Von Klüften ausgehend, ist der Plattenkalk häufig oxidiert und dadurch entfärbt. Den höchsten Kerogengehalt besitzt der Plattenkalk D, dessen Basisbereich mergelig verwittert und deshalb schlämmbar ist. Im Gegensatz zum gelblichen Plattenkalk der tieferen Abschnitte, die im Egesheimer Steinbruch über Tage aufgeschlossen sind (s.u.), ist der Plattenkalk des Nusplinger Steinbruch selbst im oxidierten Zustand eher hellgrau gefärbt. Eisen- oder Manganoxid-Dendriten treten im Plattenkalk des Nusplinger Steinbruchs kaum auf, Silexlagen fehlen in den Schichtabschnitten A bis G sogar völlig. Bei der Schicht E nach der ALDINGERschen Terminologie handelt es sich nicht um einen Plattenkalk, sondern um eine weitere gradierte Bank, die jedoch aufgrund ihres höheren Tongehalts nicht als feste Bank in Erscheinung tritt. Die Bank E führt in der unteren Hälfte schlecht sortierten Echinodermendetritus, während der höhere Abschnitt kreuzgeschichtet ist und auffällig viel pflanzliches Material enthält.

Beim gegenwärtigen Abbauzustand (Frühjahr 1998) besteht die unterste Sohlfläche der Grabung aus der Oberfläche der Brekzienbank K1.

Das Plattenkalk-Profil im Egesheimer Steinbruch

Koordinaten: ^{34}90540, ^{53}31580, Höhe Steinbruchzufahrt 900 m ü. NN.

Der Egesheimer Steinbruch befindet sich etwa 150 m westlich des Nusplinger Steinbruchs. Er wurde in den Jahren 1979/80 zur Gewinnung von Schottermaterial angelegt. Seit dem Frühjahr 1993 wird in der Nordecke des Steinbruchgeländes durch das Stuttgarter Naturkundemuseum im Plattenkalk gegraben. Da zu diesem Zeitpunkt noch nicht bekannt war, ob und wie sich das Profil mit dem Profil des Nusplinger Steinbruchs korrelieren läßt, wurde eine unabhängige Schichtterminologie eingeführt. Dabei wurden die einzelnen Plattenkalkpakete mit „Pk" (= „Plattenkalk"), die zwischengeschalteten Brekzien- oder bioturbaten Kalkbänke als „DB" (= „Dicke Bank") bezeichnet (Abb. 10). Die oberste Brekzienbank, die der gradierten Bank K2 im Nusplinger Steinbruch entspricht, erhielt dabei aufgrund ihrer reichlichen Schuttführung die Bezeichnung „R" („Riffbank"). In dieser Bank konnten ähnlich wie in einer Brekzienlage in den Liegenden Bankkalken (vgl. S. 25) partiell Kalkooide festgestellt werden, die auf eine Herkunft der Komponenten aus einem flachmarinen, hochenergetischen Faziesbereich hinweisen. Im Egesheimer Steinbruch fallen die Schichten verhältnismäßig steil (10–15°) in nordöstliche Richtung ein. Im Abschnitt des Plattenkalkkomplexes „Pk 3" ist eine Faltenstruktur inmitten des normal einfallenden Plattenkalks eingelagert (Abb. 11). Das Gestein der Falte besteht aus Plattenkalk, so daß man annehmen darf, daß die Plattenkalkdiagenese bereits sehr früh stattfand, und nicht erst auf spätere Kompaktionsvorgänge zurückgeführt werden kann. Die Faltenstirn befindet sich senkrecht zur generellen

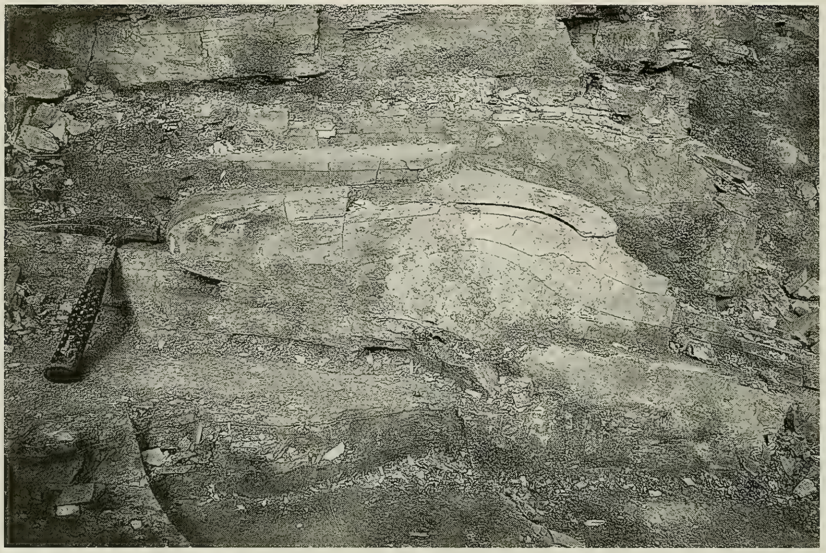


Abb. 11. Faltenstruktur innerhalb des Plattenkalks Pk 3 im Egesheimer Steinbruch. Zustand im Jahr 1993.

Fallrichtung des Plattenkalks im Egesheimer Steinbruch bzw. zu einer Rutschstriemung an der Faltenbasis, so daß man von mehrphasigen Gleitprozessen ausgehen muß, die wohl in einem komplex gestalteten Wannenrand ihre Ursache haben. Neben den Brekzienbänken sind innerhalb des Plattenkalk-Profils einige stratiforme, meist 1–2 mm dicke Silexlagen vorhanden, die ebenfalls eine Korrelation mit der Bohrung 1 erlauben. Im Abschnitt von Pk 6 sind außerdem gelegentlich Kieselkonkretionen einzeln oder lagenweise enthalten. Der Plattenkalk der Abschnitte Pk 3 bis Pk 6 zeichnet sich durch eine meist gelbliche Färbung und zahlreiche Mangan- oder Eisenoxiddendriten aus.

Im Eingangsbereich des Steinbruchs stehen flaserig absondernde Schwammkalke an, die den Rand des Plattenkalkvorkommens darstellen. Einige schlecht erhaltene Ammonitenreste deuten wieder auf den *zio-wepferi*-Horizont der Ulmense-Subzone. Die Schwammkalke verzahnen sich also mit den Liegenden Bankkalken im Zentrum der „Westerberg"-Wanne, die in den Bohrungen 1, 3, 5 und 6 sowie im Übertageaufschluß an der Westerbergsteige angetroffen wurden. Die Basis des Plattenkalk-Profils im Egesheimer Steinbruch wird von der gradierten Brekzienbank DB6 gebildet, die in ihrer Grobfraktion reichlich Echinodermengrus enthält. Im untersten Dezimeter des Plattenkalks Pk 6 läßt sich noch der *zio-wepferi*-Horizont β nachweisen, der auch im Plattenkalk des „Großen Kirchbühls" enthalten ist (s.u.). Im Vergleich mit dem Profil der Bohrung 1 fehlen hier am westlichen Rand der „Westerberg"-Wanne die tiefsten Abschnitte des Plattenkalks. Als Erklärung kommen verschiedene Möglichkeiten in Betracht. Zunächst ist an die Existenz einer Schichtlücke zu denken. Danach wären in der Randposition die ältesten Plattenkalke gar nicht sedimentiert oder diese frühzeitig durch Abgleiten in zentrale Beckenbereiche wieder entfernt worden. Im fraglichen Abschnitt fanden sich jedoch keinerlei Striemungen oder andere Hinweise, die auf Rutschungen in dieser Position hindeuten würden. Da die unter der Brekzienbank DB6 folgenden Schichten aus mikritischen Bankkalken mit zwischengeschalteten dünnen Kalkmergellagen bestehen, könnten diese Schichten unter Umständen weiter beckenwärts durch allmähliches Aussetzen der Bioturbation in Plattenkalke übergehen. Von den genannten Möglichkeiten favorisieren wir die letztere. Danach würden sich also die Liegenden Bankkalke vom westlichen Wannenrand zum Wannenzentrum hin mit Plattenkalk verzahnen, zumindest im tieferen Abschnitt der Plattenkalk-Abfolge.

Das Plattenkalk-Profil am „Großen Kirchbühl"

Koordinaten: ^{34}91450, ^{53}30280, Höhe Wegekehre 870 m ü. NN.

Das Vorkommen von Nusplinger Plattenkalk am „Großen Kirchbühl" wurde nach der Anlage eines Forstwegs erstmals von TEMMLER (1964, 1966) beschrieben. Bei älteren Kartierungen wurde dieses Vorkommen vermutlich wegen Hangschuttbedeckung und dem Fehlen natürlicher Aufschlüsse nicht bemerkt. Entlang des Forstwegs ist mehrfach das Auflager der Plattenkalke auf den Untergrund zu beobachten, der hier aus Massenkalken besteht. Bedingt durch das sehr starke Einfallen des Plattenkalks in südliche Richtung wird eine große Mächtigkeit vorgetäuscht (TEMMLER 1966: 89 gibt fälschlicherweise 40 Meter an!), doch handelt es sich in Wirklichkeit nur um höchstens wenige Meter mächtige basale Plattenkalkpartien, die dem angrenzenden Schwammriff des „Großen Kirchbühls" auflagern, ohne sich mit ihm in irgendeiner Weise zu verzahnen. Aus der Höhendifferenz des Auflagers der Plattenkalke ergibt sich am „Großen Kirchbühl" – unter Vernachlässigung von diagenetischen Kompaktionsprozessen – eine Ablagerungstiefe der Plattenkalke von mindestens 80 Metern. Ein Unterlager der Plattenkalke in reiner Bankkalkfazies ist nirgends erschlossen und war wahrscheinlich nur im heute erodierten Wannentiefsten über dem Unteren Bäratal vorhanden gewesen. Der Nachweis dieses bereits vor der Plattenkalk-Sedimentation existierenden Reliefs zeigt, daß die Angabe von SCHWEIZER (1994, Abb. 8), der ein Querprofil durch den „Großen Kirchbühl" mit einer Mächtigkeit von 60 m für die Liegende Bankkalk-Formation bzw. deren verschwammte Äquivalente konstruiert hat, nicht zutreffen kann.

Der Plattenkalk des „Großen Kirchbühls" führt im Bereich des Aufschlusses an der Wegkehre (Abb. 12) eine Ammonitenfauna, die von derjenigen in den höheren Plattenkalkabschnitten, die im Egesheimer und Nusplinger Steinbruch anstehen, deutlich abweicht. Sie gehört noch dem sogenannten *zio-wepferi*-Horizont an, und zwar dessen jüngerem Abschnitt, den man als *zio-wepferi*-Horizont β bezeichnen kann (vgl. SCHWEIGERT & ZEISS 1998, im Druck). Innerhalb des Plattenkalkprofils des „Großen Kirchbühls" tritt eine etwa 2 Millimeter dicke stratiforme Silexlage auf. Aus diesem Bereich wurde eine überaus reiche und relativ gut erhaltene Radiolarienfauna gewonnen (ZÜGEL et al., in Bearb.). Ansonsten führt der Plattenkalk des „Großen Kirchbühls" gelegentlich Fisch-, Krebs- und Pflanzenreste sowie Belemniten, Onychiten und Koprolithen wie *Lumbricaria*. Einige Lagen sind stärker bioturbiert. Mangels flächiger Aufschlüsse sind detailliertere Angaben derzeit noch nicht möglich. Das Profil schließt mit mächtigen Riffkalk-Blöcken ab, die synsedimentär in die darunterliegenden Plattenkalke gestürzt sind und diese deformiert haben (TEMMLER 1964, Taf. 10, Fig. 4 bzw. 1966, Taf. 21, Fig. 1). Möglicherweise korreliert diese Blocklage mit der gradierten Brekzienbank DB6 im Egesheimer Steinbruch, da dort die untersten Zentimeter des Plattenkalks Pk 6 auch noch die

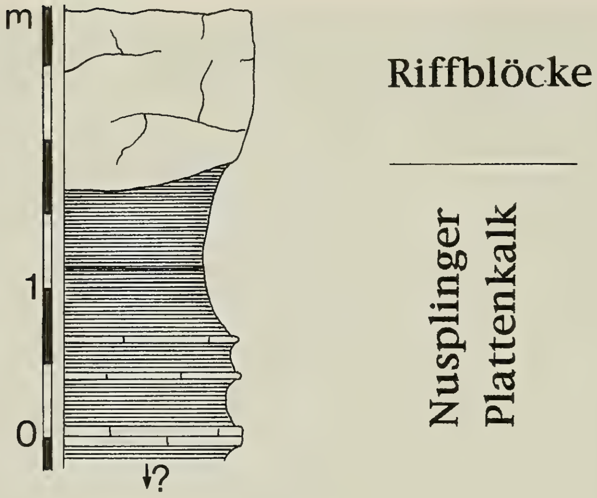


Abb. 12. Plattenkalkprofil am „Großen Kirchbühl“.

Ammonitenfauna des *zio-wepferi*-Horizont β enthalten. Der Plattenkalk unter den hineingestürzten Blöcken ist stark zerbrochen. Mit dem ursprünglichen Diagenesezustand der Plattenkalklagen und der Einwirkung durch die hereingestürzten Blöcke hat dies im Gegensatz zur Ansicht von Temmler (1966) sicherlich nichts zu tun. Das Zerbrechen ist vielmehr eine Folge junger Hangbewegungen.

Etwas jüngere Plattenkalke der „Großer Kirchbühl“-Wanne liegen noch am Osthang des „Großen Kirchbühls“ vor, wo in einer Windbruchzone in den Wurzeln umgestürzter Bäume Plattenkalke des *hoelderi*-Faunenhorizonts mit seiner Indexart nachgewiesen werden konnten.

Die stratigraphischen Verhältnisse an der Steige des Forstwegs unterhalb der Kehre mit dem Plattenkalkprofil waren zunächst unklar, denn die Angaben von Gebert (1964) lassen sich nur bedingt nachvollziehen. Der in jener Arbeit erwähnte Fund einer *Oxyoppelia fischeri* in den leicht gebankten Partien oberhalb einer Zuckerkorn-Fazies erschien zweifelhaft, zumal das Belegstück nicht mehr vorhanden ist. Ein intensives Durchklopfen der leicht bankig absondernden Schwammkalke, die reichlich Brachiopoden führen, ergab nun eindeutig den Nachweis des *zio-wepferi*-Horizonts der Ulmense-Subzone. Es fanden sich die beiden Indexarten *Taramelliceras wepferi* und *Ochetoceras zio* sowie *Glochiceras lens*. Im lithostratigraphischen Sinn müssen diese den Plattenkalk des „Großen Kirchbühls“ unterlagernden Kalke als Oberer Massenkalk bzw. als verschwammte Äquivalente der Liegenden Bankkalke angesprochen werden. Nicht zutreffend ist deswegen auch die Angabe von Schweizer (1994), die gesamten Oberen Felsenkalke besäßen hier lediglich eine Mächtigkeit von etwa 2,5 Metern, was sich auf dieses Vorkommen bezog. Das zeitliche Äquivalent der Oberen Felsenkalke wird stattdessen am „Großen Kirchbühl“ von „Zuckerkörnigem Lochfels“ gebildet, der von den nun datierten Kalken mit scharfer Grenzfläche überlagert wird. Zwischen den Verhältnissen am „Großen Kirchbühl“ und denen am „Staufenberg“ bestehen aber trotz des nachweisbaren sehr starken Paläoreliefs erhebliche Diskrepanzen. Am Südhang des „Staufenbergs“

wurden bei der Anlage eines Forstwegs mächtige Spaltensinter mit Mikroterrassenstrukturen angetroffen, die das Vorhandensein von Störungssystemen wahrscheinlich machen, wie es bereits Fuchs (1937) vermutete. Weiter nördlich finden sich im Bereich der vermuteten Störung mehrere Dolinen. Die Luftbildanalyse unterstreicht ebenfalls die Existenz einer Störung in diesem Bereich.

5. Mikrofazielle Untersuchungen von Brekzienlagen im Nusplinger Plattenkalk und in deren Unterlager

Die in den nachfolgenden Ausführungen näher beschriebenen Brekzienlagen werden in Anlehnung an Remane (1971) zusammenfassend als „resedimentäre Brekzien“ aufgefaßt. Eine Gesamtübersicht der Brekzienarten in Karbonatgesteinen findet sich bei Einsele (1992).

Von Temmler (1964) zusammengestellte Gliederungskriterien der verschiedenen Brekzientypen lassen sich aufrechterhalten und finden nach den weiter unten aufgeführten eigenen Beobachtungen eine weitere Bestätigung. Temmler (1967) weist auf den Bezug zwischen Viskosität der Ausgangssedimente und der Entstehung gradierter Lagen hin. Der Autor nimmt für ungradierte, unsortierte und matrixgestützte Brekzien sowie tuberolithische Kalke Ausgangssedimente mit rascher Verfestigung an, während er gradierte oder gebänderte, ungleich- bis gleichkörnige, vorwiegend komponentengestützte Brekzienlagen auf dünnflüssige Suspensionsströme (Turbidity currents i. e. S.) zurückführt.

Das bereits von Temmler (1966) und Schneider (1975) erwähnte Vorkommen von Calcit-Kügelchen („Calcisphaeren“: möglicherweise Dinoflagellatenzysten; vgl. Keupp 1991) im Nusplinger Plattenkalk und deren jüngst von Volk (1996) bestätigtes Auftreten in den „Plattenkalken“ von Fridingen ist ein Hinweis auf eine geringe primäre Kompaktion der Ausgangssedimente.

Die Untersuchungen im Projektgebiet Nusplingen ergaben, daß eine statistische Häufung ungradierter Brekzienlagen in den Liegenden Bankkalken (ki4), gradierter Lagen hingegen in der Sonderausbildung des Nusplinger Plattenkalks (N) feststellbar ist.

In vier der oben beschriebenen Forschungsbohrungen der Jahre 1994 bis 1997 wurden brekziöse Lagen in den Liegenden Bankkalken (ki4) bzw. im Nusplinger Plattenkalk (N) angetroffen.

Die nachfolgende Beschreibung anpolierter Handstücke aus der Plattenkalkbohrung 1 („RP 3/94“) wird ergänzt durch Dünnschliffbeschreibungen und Detailbeobachtungen. Die Proben sind am GLA Freiburg hinterlegt.

Probe NUSP 2 (Brekzienbank K4 nach Aldinger 1930; Teufe: 1,75 m): Im Handstück mäßig stark gradiert; komponentengestützter, aus Peloiden und Bioklasten zusammengesetzter Pack- bis Grainstone, mit 0,5–1,5 cm großen „Flasern“ (Intraklasten) aus Kalksilt mit ?Calcisphaeren (Calcit-Kügelchen mit 0,1–0,3 mm Durchmesser; Komponenten vorwiegend gerundet bis gut gerundet; Bioklasten: zahlreiche Terebellen (ca. 10 % der Komponenten), vereinzelt *Tubiphytes*, einzelne weitere Foraminiferen und Schwammreste, Brachiopoden und ?Ostracoden; Grundmasse und Komponenten bereichsweise umkristallisiert mit zonar gebauten (De-)Dolomit-Rhomboedern. – Dünnschliff vgl. Abb. 13.

Probe NUSP 3 (Brekzienbank K3 nach Aldinger 1930; Teufe: 2,35 m): Im Handstück und im Schliffbild dreifach gradiert (fein → sehr fein; fein → sehr fein; grob → fein); komponentengestützter Pack- bis Grainstone, kleinere Korngrößen gerundet bis gut gerundet,

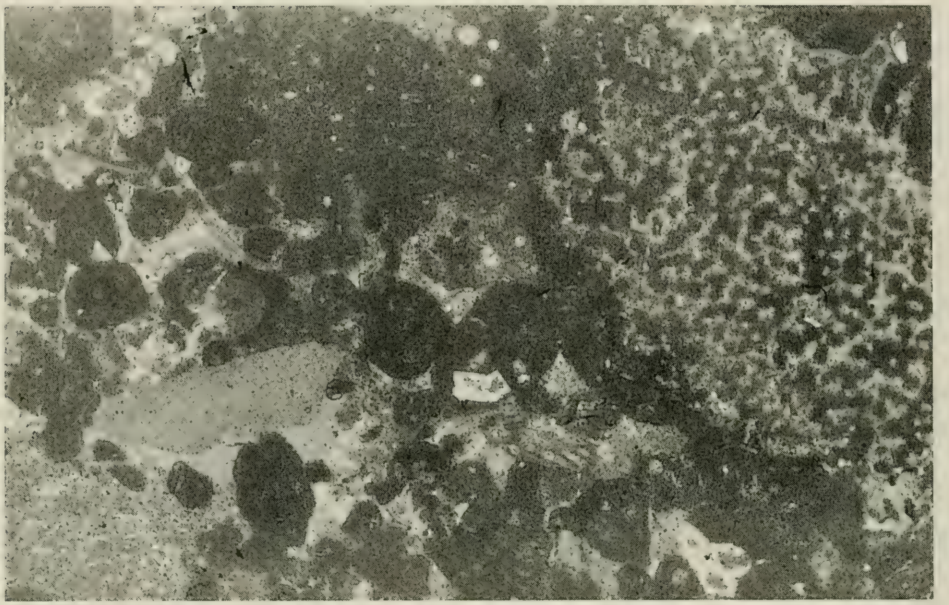


Abb. 13. Dünnschliff von Probe „Nusp 2". Peloid-Bioklast-Packstone mit Schwammfragmenten, *Terebella*, Foraminiferen und zonar gebauten (De-)Dolomit-Rhomboedern. – Bildbreite 9 mm.

größere vorwiegend eckig; besonders an der Basis wellige Lagen und in den Zwickeln größere Calcit-Kügelchen wie oben; Bioklasten: *Terebella*, Foraminiferen (*Tubiphytes*, *Lenticulina*), z.T. in Mikrithülle, Echinodermen, wenige „Filamente" (Schalenreste planktonischer Muscheln?); vereinzelte (De-)Dolomit-Rhomboeder. – Dünnschliff vgl. Taf. 1, Fig. 1.

Probe NUSP 4 (Teufe 2,44 m): Grundmasse stärker tonig (Wackestone), unsortiert, matrixgestützt („tuberolithartig"); Komponenten eckig bis zerlappt, z.T. wegen erhöhtem Tongehalt opak; überwiegend Lithoklasten, wenige Bioklasten (Brachiopoden: Terebratuliden, Rhynchonelliden, *Tubiphytes*, Echinodermenreste, *Terebella*, Foraminiferenbruchstücke: *Ophthalmidium*), einzelne, unverzweigte, gerade verlaufende, bis ca. 1 cm lange Grabspuren. – Dünnschliff vgl. Taf. 1, Fig. 2.

Probe NUSP 5 (Brekzienbank K 2 nach Aldinger 1930; Teufe: 3,17 m): Im Handstück mehrfache Gradierung erkennbar, komponentengestützt, wiederholt 1–2 cm mächtige Grainstone-Lagen (praktisch ohne Grundmasse, da Komponenten sparitisch zementiert sind), an der Basis einzelne „Flasern" mit Calcit-Kügelchen, Untergrenze stark uneben, große Komponenten unzerlappt bis knollig, selten eckig, Bioklasten (*Tubiphytes*; einzelne dünne Zwischenlagen mit Calcitkügelchen, *Terebella*, Terebratuliden, Echinodermen). An der Basis der untersten gradierten Sequenz Belastungsmarken („ball-and-pillow structures").

Probe NUSP 6 (Brekzienbank K1 nach Aldinger 1930; Teufe: 3,97 m): Handstück mit deutlicher Gradierung, komponentengestützt (vorwiegend Grainstone), größere Komponenten zerlappt bis knollig, seltener eckig; kleinere Komponenten gerundet bis gut gerundet. Im Hangenden und im Liegenden Übergang zu feingeschichtetem Kalksilt mit Calcitkügelchen, nahe der Basis, z.T. auch oben, umgelagerte „Flasern" (aus dem Material des Sediments im Liegenden aufgebaut) mit Calcit-Kügelchen; Grundmasse und Komponenten abschnittsweise rekristallisiert; Bioklasten (*Terebella*, Filamente, Echinodermen, ?Ostracoden, Foraminiferen, vor allem *Tubiphytes*.

Probe NUSP 7 (Teufe: 7,80 m): Zwei- bis dreifach gradierte Brekzie, komponentengestützt (Grainstone). Komponenten gerundet, im Liegenden und im Hangenden jeder gradierten Sequenz laminierter Kalksilt mit Calcit-Kügelchen, im Liegenden zusätzlich zahlreiche Schwammrhaxen, im Hangenden undeutlich geschichteter Wackestone mit unterschiedlicher

Grundmasse (viele Rhaxen und isolierte Schwammnadeln); Bioklasten (*Terebella*, Foraminiferen: *Lenticulina*, *Tubiphytes*, Echinodermenreste), 1 großer verkieselter Intraklast (?Schwammrest). – Dünnschliff vgl. Taf. 1, Fig. 3.

Probe NUSP 8 (Teufe: 7,80 m): Zum Hangenden und Liegenden des Handstücks feingebänderter, laminierter Kalksilt mit Calcitkügelchen. Dazwischen gradierter, komponentengestützter Grainstone (große Komponenten eckig, z. T. in mikritischer Grundmasse, die auch als Wacke- bis Packstone ausgebildet sein kann; bei genauerer Betrachtung drängt sich der Vergleich mit der Mikrofazies des Nebengesteins der Korallenkolonie von Beuron auf (Franz et al. 1996); kleinere Komponenten gerundet bis gut gerundet); Bioklasten (*Terebella*, Foraminiferen, vor allem *Tubiphytes*, Belemniten, Terebratuliden).

Probe NUSP 9 (Liegende Bankkalke; Teufe: 12,46 m): Inhomogener und unsortierter Aufbau; bereichsweise Packstone mit zahlreichen Lithoklasten (z. T. unregelmäßig zerlappt) und einzelnen Grainstone-artigen Bereichen; untergeordnet Bioklasten (*Terebella*, Foraminiferen: *Lenticulina*, *Tubiphytes*, unbestimmbare Brachiopodenreste sowie andere Schalenreste, Echinodermenreste, Schwammrhaxen); insgesamt deutliche Korngrößenabnahme von unten nach oben.

Probe NUSP 10 (Liegende Bankkalke; Teufe: 12,55 m): Unsortiert, inhomogen (zum Hangenden hin Packstone, zum Liegenden Wackestone) überwiegend matrixgestützt, Komponenten eckig, z. T. aber auch gut gerundet, größere Komponenten (max. 2,5 cm Durchmesser) randlich zerlappt (aufgearbeiteter Riffschutt?), deutlich bioturbat überprägt (Grainstone-artig); überwiegend Lithoklasten, wenig Bioklasten (kleine Schwammfragmente, unbestimmbare Schalenreste, Brachiopoden: Terebratuliden; Foraminiferen, darunter *Tubiphytes*, *Terebella*, ?Serpulide). – Dünnschliff vgl. Taf. 2, Fig. 1.

Probe NUSP 11 (Liegende Bankkalke; Teufe: 14,19 m): Grundmasse als Packstone ausgebildet, bereichsweise schwach ausgewaschen; überwiegend Lithoklasten, meist nur mäßig sortiert (leichte Korngrößenabnahme nach oben im Handstück erkennbar), bioturbat, Rundung der Komponenten mit abnehmender Korngröße im allgemeinen zunehmend, z. T. von sessilen Organismen bewachsen (Bryozoen, Foraminiferen); Pyritwürfel in der Grundmasse dispers verteilt, vereinzelt große Komponenten („Peloid-Lithoklast-Sande“ sensu Koch et al. 1994); Bioklasten (?*Terebella*, Muschelschalen, Rhaxen, Schwammnadeln, ?Ostracoden).

Probe NUSP 12 (Liegende Bankkalke; Teufe: 17,50 m): An der Basis 2 cm breite Lage feiner Komponenten (mikritisch erscheinend) mit Pyritkonkretionen, darüber flaserige, z. T. wellige Feinschichtung; darüber Packstone-artiger Kalkarenit mit Kalksiltlagen (an ca. 50° einfallender Linie abgeschert, oberhalb dieser Linie Schichtung mit ca. 45° Einfallen, obere Kalkarenitlage an der Unterseite des Gleitpaketes in Stauchfalten gelegt; Pyrit insgesamt sehr fein dispers in der Grundmasse verteilt, gelegentlich auch nesterartig angehäuft. – Dünnschliff vgl. Taf. 2, Fig. 2.

Probe NUSP 13 (Liegende Bankkalke; Teufe: 24,95 m): Brekzienbank mit körniger Basis, schräggeschichtetem mittlerem Abschnitt und laminar geschichtetem oberen Abschnitt (Taf. 3, Fig. 2); im unteren Teil Wackestone- bis bereichsweise Packstone-artig ausgebildet und sehr zahlreiche, feinkörnige Bioklasten (Schwammnadeln, Rhaxen, vereinzelt Muschelschalenreste, Foraminiferen, Holothurienreste, vereinzelt Ostracoden); Pyrit unregelmäßig feinverteilt. Schrägschichtung des mittleren Abschnitts aufgrund der Feinkörnigkeit nur im Handstück, nicht aber im Schliffbild erkennbar; besonders der schräggeschichtete Abschnitt sekundär durch Bioturbation (*Thalassinoides*) entschichtet und mit gröberem Material aus dem Liegenden verfüllt. Laminar geschichteter Abschnitt mit zahlreichen Grabspuren (Typ *Chondrites*, vgl. Schweigert 1998): Füllung der Bauten heller als umgebende Grundmasse. Die Grundmasse führt zahllose *Saccocoma*-Skelettelemente und entspricht der von Matyszkiewicz (1997, Taf. 13, Fig. 3–8) beschriebenen Fazies eines *Saccocoma*-Calciturbidits. – Dünnschliff vgl. Taf. 3, Fig. 1.

Probe NUSP 14 (Unterer Massenkalk, Teufe: 32,45 m): Im Handstück unsortiert (Packstone; Gefüge undeutlich wolkig: Übergänge zwischen Komponenten und Grundmasse unscharf), überwiegend matrixgestützt, zahlreiche Lithoklasten („Intraklasten-Peloid-Ooid-Sand“), schlecht sortiert, z. T. angerundet; wenige Bioklasten (große Schalenreste, Schwammfragmente, Bryozoen, Serpuliden, Foraminiferen, *Terebella*, *Tubiphytes*, terebratulide Brachiopoden, 1 Aptychus).

Probe NUSP 15 (Unterer Massenkalk, Teufe: 33,60 m): Grundmasse Wackestone-artig; Komponenten: Peloide, schlecht erhaltene Ooide, dicht gepackt, „Riffschutt“; an der Basis des Peloidarenits 3,5 cm tiefe, ?verkalkte Strukturen, max. 3–4 mm breit, gefüllt mit Peloid-

Grainstone (nach oben hin Wackestone); an der Basis Lithoklast-Peloid-Wackestone, darüber Reste von stromatolithischen Krusten, gefolgt von einem dichtgepackten Peloid-Grainstone. – Dünnschliff vgl. Taf. 2, Fig. 3–4.

Weiterreichende Schlußfolgerungen aus den obigen Beobachtungen bleiben zukünftigen Untersuchungen im Zusammenhang mit der Mikro- bzw. Ultrafazies des Plattenkalks vorbehalten.

6. Vorläufige Ergebnisse der Forschungsbohrungen

Mit Hilfe der neuen Kernbohrungen war es möglich, nicht nur Gesamtprofile durch den Nusplinger Plattenkalk zu erhalten, sondern auch isolierte Teilprofile aus Übertageaufschlüssen, insbesondere das des Egesheimer Steinbruchs, miteinander zu korrelieren. Die Profile zeigen, daß die gesamte „Westerberg"-Wanne einen einheitlichen Sedimentationsraum darstellte, in dem sich einzelne Events, wie die Schüttung von Turbiditen (vgl. Meischner 1964) oder das Entstehen von stratiformen Silexlagen, allem Anschein nach innerhalb der gesamten Wanne nachweisen lassen. Gleitvorgänge sind hingegen nicht ausschließlich an eine bestimmte Position innerhalb des Profils gebunden. Die genaue Kenntnis und Korrelation der Plattenkalkprofile wird es in Zukunft im Rahmen von Grabungen ermöglichen, eventuelle Unterschiede in der Zusammensetzung, Häufigkeit oder Erhaltung gleichaltriger Schichten zwischen dem Wannenzentrum und dem Wannenrand zu erfassen.

Aus den Bohrungen wird klar, daß es sich bei der „Westerberg"-Wanne um eine Struktur handelt, deren exakte Ausdehnung sich allein mit Hilfe von Oberflächenkartierungen nur unzureichend hätte erfassen lassen. Generell läßt sich beobachten, daß sowohl die Mächtigkeiten einzelner Brekzienbänke als auch die zwischengelagerten Plattenkalkpakete vom Rand zum Zentrum der Wanne hin abnehmen, was für eine weitgehend allochthone Herkunft des Sediments spricht.

Mit Hilfe der Bohrungen kann mit großer Wahrscheinlichkeit ausgesagt werden, daß die Plattenkalksedimentation in der „Westerberg"-Wanne mit einem katastrophalen seismischen Ereignis (Seebeben), welches die präfossilen Schwammkalke der Ränder zum Einsturz brachte, abrupt beendet wurde. Wahrscheinlich sind mit diesem Ereignis auch die Zerscherungen, Gleitungen und Verfaltungen in den jüngsten Plattenkalklagen in Verbindung zu bringen, die bereits Aldinger (1930) bemerkte und die von Temmler (1967) detailliert dokumentiert wurden. Stellenweise ist der Plattenkalk von einer mehrere Meter mächtigen Schicht aus Gleitblöcken überschüttet worden. Diese Schicht bewirkte ohne Zweifel einen gewissen Schutz des Plattenkalk-Vorkommens vor der Erosion.

Die Plattenkalke der „Großer Kirchbühl"-Wanne stellen nur noch ein kleines Reliktvorkommen dar. Sie sind aber bedeutsam für die Morphologie des Ablagerungsraums und die Lagerungsbeziehungen zwischen den Plattenkalken und den umgebenden und unterlagernden Schwammkalken.

7. Zeitäquivalente Ablagerungen im weiteren Umfeld des Nusplinger Plattenkalks

Die heutigen Vorkommen des Nusplinger Plattenkalks sind nur aufgrund relativer tektonischer Tieflage erhalten geblieben. Dies erschwert eine Rekonstruktion der Faziesbildungen dieser Zeitebene in der näheren Umgebung. Die Tektonik versetzt die jurassische Schichtenfolge und ist damit sicher postsedimentärer Entstehung. Für einen primären Zusammenhang von Plattenkalksedimentation und tektonischen Strukturen, wie er von OOST & DE BOER (1994) angenommen wurde, gibt es keinerlei Hinweise. Erst etwa 5 km südlich der Nusplinger Plattenkalk-Wannen treten bei Kolbingen und Renquishausen wieder altersgleiche Sedimente auf. Der dortige, bis auf Spurenfossilien fossilleere und meist stark umkristallisierte „Kolbinger Plattenkalk" (Kolbingen-Subformation der Liegenden Bankkalk-Formation) weist verschiedene Faziesmerkmale von Gezeitenbeeinflussung wie Runzelmarken, Schrägschichtung und tidale Rhythmen auf. Er unterscheidet sich dadurch grundsätzlich vom Nusplinger Plattenkalk. Während im Kolbinger Steinbruchareal keine datierbaren Hinweise auf die Altersstellung des Kolbinger Plattenkalks gegeben sind, da das Unterlager dort aus einem dolomitischen, zuoberst rekalzitisierten Massenkalk besteht (TEMMLER 1964: 58), ist südwestlich davon an der Hangkante zum Lippachtal die Basis des Kolbinger Plattenkalks über datierbaren Schichten aufgeschlossen. Der Kolbinger Plattenkalk setzt dort mit schräggeschichteten Laminiten über einer Dolomitbank ein, die von geringmächtigen Zementmergeln und leicht verschwammten Liegenden Bankkalken unterlagert wird. Im Liegenden setzt sich das Profil bis in die Oberen Felsenkalke fort. Die Liegenden Bankkalke unter dem Zementmergelpaket führen Ammoniten des *zio-wepferi*-Horizonts β, besitzen also dasselbe Alter wie der Plattenkalk am „Großen Kirchbühl" (s. S. 21). Die Plattenkalksedimentation setzte also im Gebiet von Nusplingen bereits ein, als weiter südlich noch normale Bankkalke und Schwammfazies verbreitet waren. Der Kolbinger Plattenkalk dürfte nach diesen Lagerungsbeziehungen altersmäßig dem höheren Teil des Nusplinger Plattenkalks entsprechen. Im Profil der Kolbinger Steige von Mühlheim nach Kolbingen reicht die Schichtfolge nur noch bis in den höheren Teil der Liegenden Bankkalk-Formation, wobei in den obersten Metern sowie auch im Ortsgebiet von Kolbingen relativ dünnbankige mikritische Kalke anstehen, die den *zio-wepferi*-Horizonts β enthalten. Anklänge an eine Plattenkalk-Sedimentation sind nicht erkennbar. Die von TEMMLER (1964, Taf. 12, Fig. 2–3) abgebildeten Handstücke mit einer Feinlamination entstammen den höheren Lagen von Turbiditen.

Aus dem nördlich an den „Westerberg" bei Nusplingen anschließenden Gebiet sind keinerlei Informationen über zeitäquivalente Bildungen zum Nusplinger Plattenkalk mehr zu gewinnen, da dort die Erosion schon zu weit fortgeschritten ist. Im Westen tritt in einem ausgedehnten Gebiet von Böttingen im Norden bis Mahlstetten im Süden meistens ab dem Bereich der Glaukonitbank der Unteren Felsenkalk-Formation die „Zuckerkorn-Fazies" auf. Die Oberen Felsenkalke und die Liegenden Bankkalke sind dort hingegen nicht sicher nachweisbar. Möglicherweise deutet dies auf ein größeres aufgetauchtes Gebiet hin, da die „Zuckerkorn-Fazies" sekundär, wohl unter dem Einfluß einer Süßwasserdiagenese, aus dolomitischen Gesteinen hervorgegangen ist. Im engsten Umkreis um die Plattenkalkwannen ist die Zuckerkornfazies nämlich besonders an die zur Jurazeit am höchsten aufragenden

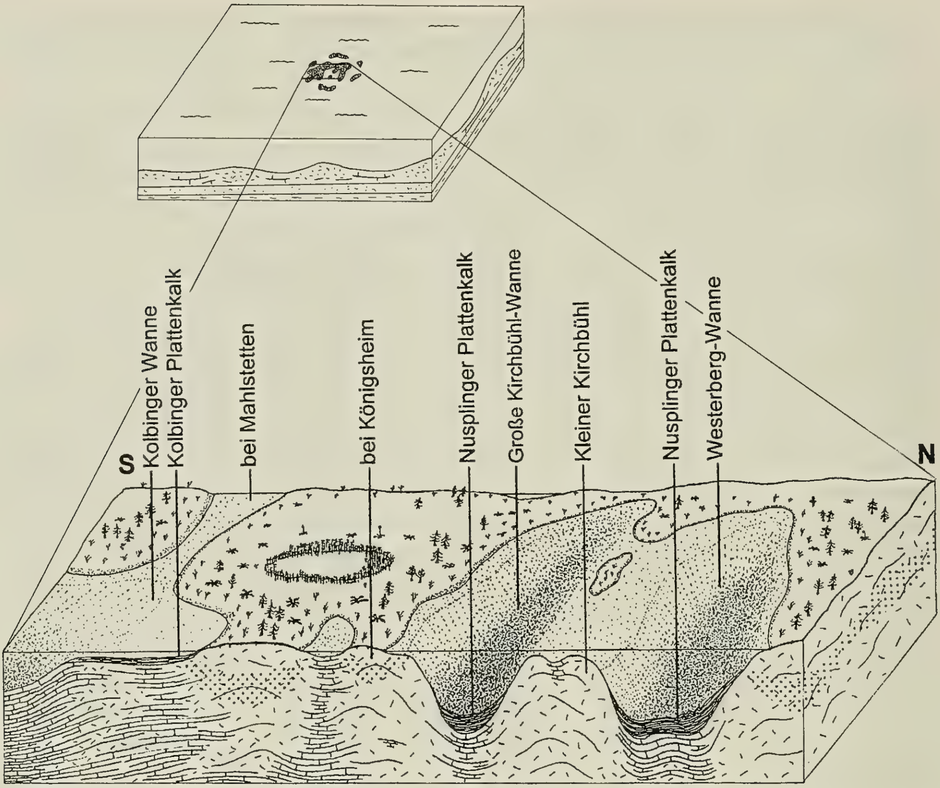


Abb. 14. Ablagerungsmodell des Nusplinger Plattenkalks in den beiden Plattenkalkwannen. Blick von Osten, links die „Großer Kirchbühl"-Wanne, rechts die „Westerberg"-Wanne. Ganz im Süden Ablagerung des Kolbinger Plattenkalks als Gezeitenlaminit. Punktraster: „Zuckerkorn-Diagenese" im Massenkalk. Die Plattenkalk-Vorkommen sind von Inseln umgeben, die weit von jedem Festland entfernt sind.

Massenkalkkomplexe gebunden, für die man ein Auftauchen annehmen kann (Schweigert et al. 1996a). Im Westen muß also mit größeren Inselbereichen und vielleicht ähnlichen Flachwasserbildungen wie bei Kolbingen gerechnet werden, von denen aber außer dem diagenetisch veränderten Unterlager nichts mehr erhalten geblieben ist. Im Osten könnte sich die Fazies des Nusplinger Plattenkalks auch noch jenseits des Oberen Bära-Tals erstreckt haben. Ein entsprechendes Relief ist dort vorhanden, doch sind lediglich noch Obere Felsenkalke und basale Abschnitte der Liegenden Bankkalke in den dortigen Wannenstrukturen erhalten geblieben. Ob die „Westerberg"-Wanne und die „Großer Kirchbühl"-Wanne ursprünglich im Bereich des heutigen Oberen Bäratals miteinander in Verbindung standen, ist möglich, läßt sich aber nicht beweisen. Eine Verbindung im Westen erscheint hingegen aufgrund der dort verbreiteten „Zuckerkorn-Fazies" äußerst unwahrscheinlich. Trotz der Unzulänglichkeiten wurde versucht, aus den vorhandenen Daten ein Bild des Ablagerungsraums des Nusplinger Plattenkalks zur Jurazeit zu entwerfen (Abb. 14).

Weiter im Südosten gehen die Liegenden Bankkalke bei Schwenningen und Irndorf in die Fazies der Zementmergel über. Die dortigen Wannenstrukturen waren also nicht in vergleichbarer Weise abgeriegelt wie bei Nusplingen. Im weiter südlich anschließenden Gebiet der Oberen Donau sowie im nördlichen Hegau bildeten sich zur Zeit des Nusplinger Plattenkalks kalkoolithische und biodetritische Schwammkalke (z.B. Buchheim bei Beuron), in den tiefergelegenen Beckenbereichen hingegen, wie bei Schwenningen und Irndorf, Kalk-Mergel-Wechselfolgen in Gestalt der höheren Liegenden Bankkalk-Formation und der Zementmergel (Engen, Zimmerholz). Sehr vereinzelt kam es zur Ausbildung kleinster Korallenriffe (Umgebung von Engen). Im Gebiet zwischen der Flachwasserfazies bei Kolbingen und den Schwammriffgebieten südlich der Donau existierten möglicherweise ebenfalls kleine Korallenriffe, wie der Fund eines umgelagerten, offensichtlich nur wenig transportiertern jurassischen Korallenstocks (*Isastrea* sp.) aus dem tertiären Beuroner Sandstein andeutet (FRANZ et al. 1996, 1997). Bei den von HAFNER (1969) und GWINNER & HAFNER (1995) erwähnten Korallenfunden aus dem Buchheimer Massenkalk handelt es sich hingegen um Verwechslungen mit lithistiden Kieselschwämmen. In den Brekzienbänken des Nusplinger Plattenkalks konnten keine kolonialen Korallen nachgewiesen werden. Worauf das Fehlen einer Korallenfazies trotz Hinweisen auf das Vorhandensein einer Flachwasserfazies zurückzuführen ist, bleibt bislang noch unklar (hohe Wassertrübung, kalte Auftriebswässer?).

Weiter verbreitet ist noch heute eine hochenergetische Fazies aus der Zementmergel-Zeit, die in Rinnensystemen von Norden nach Süden transportiert wurde und ungefähr im Bereich des heutigen Donautals einsetzt (Hattingen-Trümmerkalk, Fazies der „Rauhen Kalke“, vgl. SCHREINER 1966). Der durch Schwammriffwachstum gekennzeichnete nördliche Schelfbereich des Jurameeres setzt sich nach Süden noch ein Stück im Untergrund des Molassebeckens fort und geht dann in die sogenannte „helvetische“ Fazies am Nordrand der Tethys über, die sich bis in den heutigen Alpenkörper hinein erstreckt. Die Grenze zwischen der „schwäbischen“ und der „helvetischen“ Fazies reicht im Bereich des Hegaus relativ nahe an den über Tage aufgeschlossenen Jura heran (MEYER & SCHMIDT-KALER 1989).

Neben dem im vorliegenden Artikel beschriebenen Plattenkalk von Nusplingen und den genetisch und faziell davon völlig abweichenden „Plattenkalken“ von Kolbingen und Fridingen (Blatt 7919 Mühlheim/Donau, GWINNER & HAFNER 1996) gibt es noch weitere, räumlich meist eng begrenzte Vorkommen plattig absondernder Karbonate in diesem stratigraphischen Intervall. Jüngste Ammonitenfunde im Steinbruch „Am Salzwinkel“ bei Zainingen (EBERHARDT & GEYER 1997; TK 7523 Böhringen) belegen den *hoelderi*-Faunenhorizont (Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone) und damit für die feinplattig absondernden Lagen an der Oberkante dieses Bruchs ebenfalls das gleiche Alter wie das des Nusplinger Plattenkalks. Nicht direkt datierbar sind die grobdetritischen, turbiditischen Kalke vom „Dreherhof“ bei Erpfingen (Blatt 7621 Trochtelfingen), die sogar einige wenige Fischfunde geliefert haben (HEIMBERG 1949). Sie entsprechen altersmäßig wohl gleichfalls dem Nusplinger Plattenkalk, da sie von mikritischen Bankkalken mit Mergelfugen unterlagert werden, die Ammoniten des *zio-wepferi*-Horizont β geliefert haben (Steinbruch E Erpfingen am Fahrweg zum Dreherhof). Nur am Rande sei noch erwähnt, daß auch die Hauptverbreitung von Korallenkalken auf der östlichen Schwäbischen Alb (Nattheim, Gerstetten, Blautal) ungefähr mit dem Einsetzen der Plattenkalksedimentation bei Nusplingen zusammenfällt. Damit wird angedeutet, daß die mutmaßliche Meeresspiegelabsenkung, welche eine gewisse Abschnürung der Plattenkalk-Wannen bei Nusplingen von der offenen See bewirkte (SCHWEIGERT 1998), nicht nur lokaltektonische Ursachen gehabt haben kann, sondern den gesamten Schwäbischen Jura gleichermaßen betraf. Inwieweit die Meeresspiegelabsenkung eustatischer oder regionaltektonischer Natur war, bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten.

8. Literatur

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

BERCKHEMER, F. (1929): Exkursion nach der Lochen und nach Nusplingen. – Paläont. Z., **11**: 191–192; Berlin.

BERZ, K. C. (1936): Geol. Karte Württemberg 1:25000. Erläuterungen zu Blatt 7918 Spaichingen. 135 S., 5 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta) der Schwäbischen Alb. – Fossilien, **1995**: 170–174, 9 Abb.; Korb. – [1995a]

– , – (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126, 5 Taf., 2 Abb.; Stuttgart. – [1995b]

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 4 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

EBERHARDT, C. & GEYER, M. (1997): Zur Stratigraphie und Verbreitung der Liegenden Bankkalke südwestlich Westerheim (Schwäbische Alb). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **79**: 79–89, 3 Abb.; Stuttgart.

EINSELE, G. (1992): Sedimentary Basins. 628 S., 269 Abb.; Heidelberg (Springer).

FAHRION, H. (1937): Ein Beitrag zur Entstehung der Nusplinger Kalkschiefer auf Grund neuer Fossilfunde. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **26**: 60–65; Stuttgart.

FRANZ, M., MAUS, H. & SELG, M. (1996): Sedimentpetrographische Untersuchungen zur Herkunft und zum Alter des Beuroner Sandsteins. – Laichinger Höhlenfreund, **31**: 39–52, 9 Abb., 1 Tab.; Laichingen.

FRANZ, M., SELG, M. & MAUS, H. (1997): Der Beuroner Sandstein: eine pliozäne Donauablagerung als Indiz kretazischer Sedimentation in SW-Deutschland. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **36**: 125–152, 9 Abb., 3 Tab.; Freiburg i. Br.

FRANZ, M., SCHAAF, D., SCHMIDT, S. & SCHWEIZER, V. (1987) unter Mitarb. v. HÜTTNER, R., MÜLLER, S. & MÜNZING, K.: Geol. Karte Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen zu Blatt 7719 Balingen. 146 S., 1 Taf., 15 Abb., 2 Tab., 1 Beil.; Stuttgart (LVA Baden-Württemberg).

FUCHS, B. (1934): Stratigraphie und Tektonik im Gebiet der unteren Bära bei Egesheim und des Lippach bei Mahlstetten (Dissertation Universität Tübingen). 61 S., 4 Abb., 1 Kt.; Tübingen (Eigenverlag).

– (1937): Geologische Beobachtungen bei Nusplingen und sedimentpetrographische Untersuchungen über die Entstehung der Nusplinger Plattenkalke. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **26**: 51–59, 1 Kt.; Stuttgart.

GEBERT, H. (1964): Die Geologie des Blattes Meßstetten (Nr. 7819) 1:25000 (Schwäbische Alb). – Arb. Geol. Paläont. Inst. TH Stuttgart, N.F., **45**: 1–93, 7 Abb., 6 Taf., 2 Tab.; Stuttgart.

GWINNER, M. P. (1961): Subaquatische Gleitungen und resedimentäre Breccien im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dtsch. geol. Ges., **113**: 571–590, 4 Taf., 6 Abb.; Hannover.

GWINNER, M. P. & HAFNER, G. (1995) mit Beitr. von FRANZ, M., MÜNZING, K. & LEIBER, J.: Geol. Kt. 1: 25000 Baden-Württemberg, Erl. Blatt 7919 Mühlheim a. d. Donau. 139 S., 17 Abb., 3 Tab., 4 Beil.; Freiburg i. Br.

HAFNER, G. (1969): Die Geologie des Blattes Nendingen (Nr. 7919) 1:25000 (Schwäbische Alb). – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N. F., **58**: 1–246, 12 Taf., 20 Abb., 38 Profile; Stuttgart.

HAIZMANN, W. (1902): Der Weiße Jura γ und δ in Schwaben. – N. Jb. Geol. Paläont., Beil.-Bd., B, **15**: 473–561, 2 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

HEIMBERG, G. (1949): Neue Fischfunde aus dem Weissen Jura zeta von Württemberg. – Palaeontographica, A, **97**: 75–98, 4 Taf., 10 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

HÖLDER, H. (1942): Geologische Untersuchungen in der Umgebung von Lauchheim. – N. Jb. Geol. Paläont., Beil.-Bd., **86**: 315–389, 5 Taf., 11 Abb.; Stuttgart.

KEUPP, H. (1991): Fossil Calcareous Dinoflagellate Cysts. – *In*: RIDING, R. (Hrsg.): Calcareous Algae and Stromatolites. 267–286, 17 Abb.; Berlin (Springer).

KOCH, R., SENOWBARY-DARYAN, B. & STRAUSS, H. (1994): The Late Jurassic „Massenkalk Fazies" of Southern Germany: Calcareous Sand Piles rather than Organic Reefs. – Facies, **31**: 179–208, 8 Taf., 8 Abb., 2 Tab.; Erlangen.

MATYSZKIEWICZ, J. (1997): Microfacies, sedimentation and some aspects of diagenesis of Upper Jurassic sediments from the elevated part of the Northern peri-Tethyan Shelf: a comparative study on the Lochen area (Schwäbische Alb) and the Cracow area (Cracow-Wielun Upland, Poland). – Berliner geowiss. Abh., E, **21**: 1–111, 15 Taf., 18 Abb.; Berlin.

MEISCHNER, K. D. (1964): Allodapische Kalke, Turbidite in riffnahen Sedimentations-Becken. – *In*: BOUMA, A. H. & BROUWER, A.: Turbidites. – Developments in Sedimentology, **3**: 156–191, 3 Taf., 5 Abb., 1 Tab.; Amsterdam.

MEYER, R. K. F. & SCHMIDT-KALER, H. (1989): Paläogeographischer Atlas des süddeutschen Oberjuras (Malm). – Geol. Jb., A, **115**: 3–77, 10 Taf., 45 Abb.; Hannover.

OOST, A. P. & DE BOER, P. L. (1994): Tectonical and climatic setting of lithographic limestones. – Geobios, Mém. spéc., **16**: 321–330, 3 Abb., 1 Tab.; Lyon.

QUENSTEDT, F. A. (1843): Das Flözgebirge Würtembergs. Mit besonderer Rücksicht auf den Jura. 558 S.; Tübingen (Laupp).

– (1855): 1. Petrefaktensammler Schwabens. 2. Über *Pterodactylus suevicus* im lithographischen Schiefer Württembergs. 52 S., 1 Taf.; Tübingen (Laupp).

– (1858): Der Jura. 842 S., 100 Taf., 45 Abb.; Tübingen (Laupp).

– (1877): Begleitworte zu der Geognostischen Specialkarte von Württemberg. Atlasblätter Balingen und Ebingen. 48 S., Stuttgart.

REMANE, J. (1970): Die Entstehung der resedimentären Breccien im Obertithon der subalpinen Ketten Frankreichs. – Eclogae geol. Helv., **63**: 685–739, 6 Taf., 20 Abb.; Basel.

ROLL, A. (1931): Die Stratigraphie des Oberen Malm im Lauchertgebiet (Schwäbische Alb) als Unterlage für tektonische Untersuchungen. – Abh. Preuß. geol. Landesanst., N. F., **135**: 1–164, 7 Taf., 20 Abb.; Berlin.

SCHMIERER, T. (1902): Das Altersverhältnis der Stufen epsilon und zeta des Weißen Jura. – Z. Dtsch. geol. Ges., **54**: 525–607, 14 Abb.; Berlin.

SCHNEID, TH. (1914): Geologie der fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. D. – Geognost. Jh., **27**: 59–170, 9 Taf.; München.

SCHNEIDER, J. (1969): Die Carbonatgesteine des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Dipl.-Arb. Univ. Stuttgart. 99 S., 131 Abb.; Stuttgart. – [Mskr.]

SCHREINER, A. (1966): Über den Weißen Jura im Hegau. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **5**: 243–277, 2 Taf., 3 Abb.; Freiburg i. Br.

– (1979): Geol. Karte Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen zu Blatt 8019 Neuhausen ob Eck. 86 S., 4 Taf., 6 Abb., 3 Beil.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G. (1996): Die Hangende Bankkalk-Formation im schwäbischen Oberjura. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **78**: 281–308, 4 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.

– (1998): Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **262**: 1–47, 10 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M. & HUGGER, R. (1996): Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., **236**: 1–12, 7 Abb.; Stuttgart. – [1996a]

SCHWEIGERT, G., KRISHNA, J., PANDEY, B. & PATHAK, D. B. (1996): A new approach to the correlation of the Upper Kimmeridgian Beckeri Zone across the Tethyan Sea. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **202**: 345–373, 6 Abb.; Stuttgart. – [1996b]

Schweigert, G. & Zeiss, A. (1998, im Druck): *Lithacoceras ulmense* (Oppel) (Ammonitina) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. – N. Jb. Geol. Paläont., 6 Abh.; Stuttgart.

Schweizer, V. (1994), unter Mitarbeit von Franz, M., Müller, S. & Münzing, K.: Geol. Karte Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen zu Blatt 7918 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

Temmler, H. (1964): Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. geol. Inst. TH Stuttgart, N.F., **43**: 1–106, 24 Taf., 18 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

– (1966): Über die Nusplinger Fazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dtsch. geol. Ges., **116**: 891–907, 5 Taf., Abb., 2 Tab.; Hannover.

– (1967): Zur Entstehung der oberjurassischen Kalkschiefer der Schwäbischen Alb (Württemberg). Ein Beitrag zur frühdiagenetischen Verformung von Kalken. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **129**: 185–206, 7 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

Volk, H. (1996): Mikrofazielle und diagenetische Entwicklung von Kimmeridge-„Massenkalkkomplexen" im Bereich des Oberen Donautals (Westliche Schwäbische Alb). – Dipl.-Arb. Univ. Erlangen-Nürnberg, 150+XLIII S., 25 Taf., 10 Abb., 2 Kt.; Erlangen. – [Mskr.]

Westphal, F. (1992): Nusplingen. Entstehung einer Fossillagerstätte im Oberjura-Plattenkalk. – Kaupia, **1**: 63–70, 9 Abb.; Darmstadt.

Ziegler, B. (1987): Der Weiße Jura der Schwäbischen Alb. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., C, **23**: 1–71, 11 Taf., 57 Abb.; Stuttgart.

Anschriften der Verfasser:

Dr. G. Dietl, Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.
Dr. M. Franz, Geologisches Landesamt Baden-Württemberg, Albertstr. 5, D-79117 Freiburg i. Br.
Dr. M. Geyer, c/o Büchi & Müller AG, Zürcher Str. 34, CH-8501 Frauenfeld.

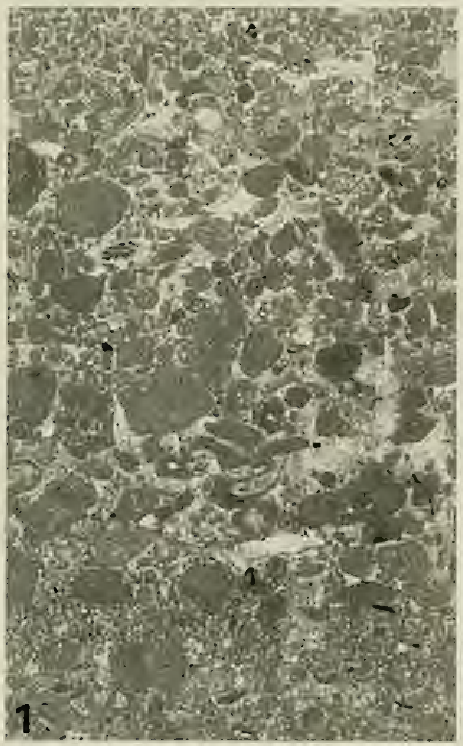
Tafel 1

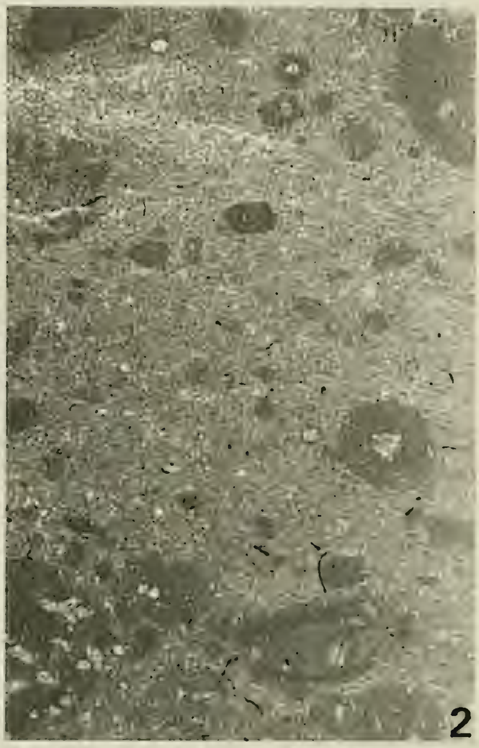
Fig. 1. Dünnschliff von Probe „Nusp 3". Gradierter Pack- bis Grainstone. Komponenten überwiegend gut gerundet; im unteren Bilddrittel erkennt man den oberen Teil einer weiteren „fining-up-sequence". – Bildhöhe 7 mm.

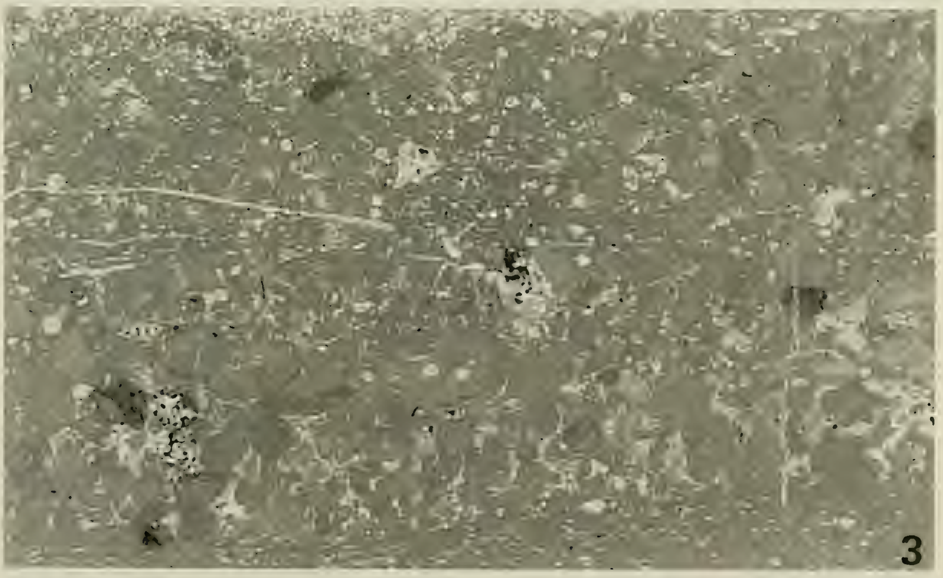
Fig. 2. Dünnschliff von Probe „Nusp 4". Wackestone. Komponenten überwiegend Lithoklasten, im Inneren teilweise mit nicht näher bestimmten Biogenen. – Bildhöhe 7 mm.

Fig. 3. Dünnschliff von Probe „Nusp 7". Pack- bis Grainstone mit rundlichen Lithoklasten, Filamenten und Rhaxen (oder Calcisphaeren?). – Bildbreite 9 mm.

Zur Herkunft der Proben vgl. Abb. 3.


1


2


3

Tafel 2

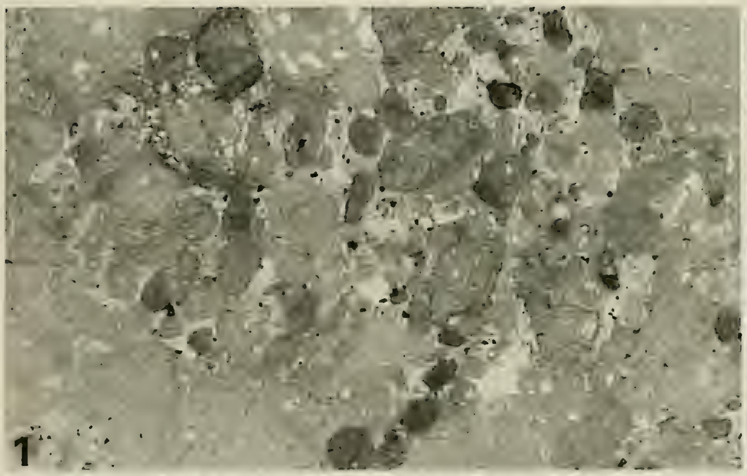
Fig. 1. Dünnschliff von Probe „Nusp 10“. Wacke- bis Packstone. Schlecht sortiert, überwiegend Lithoklasten, einzelne, z.T. sessile Foraminiferen. – Bildbreite 7 mm.

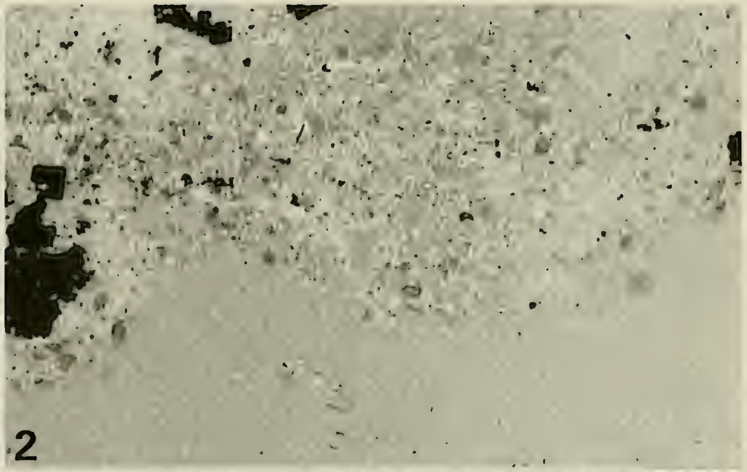
Fig. 2. Dünnschliff von Probe „Nusp 12“. Feinkörniger Packstone, vorwiegend aus Peloiden. Schwarze Flecken: Pyrit. Basis stark uneben, darunter Mudstone (mikritischer Kalk mit einzelnen Biogenen). – Bildbreite 7 mm.

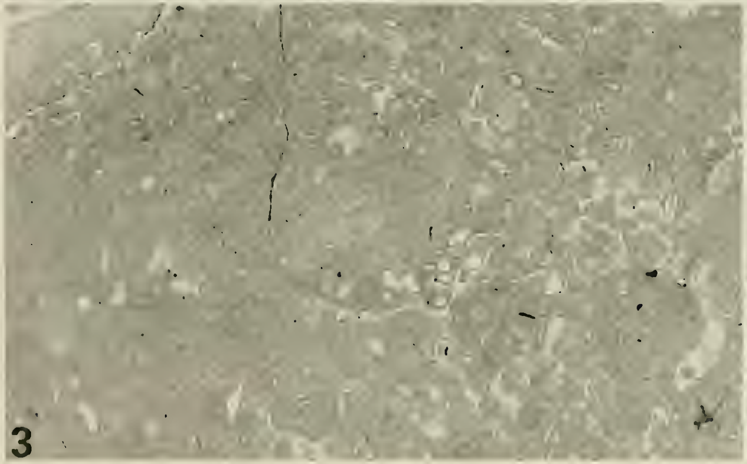
Fig. 3. Dünnschliff von Probe „Nusp 15“. „Peloid-Ooid-Sand“ (vgl. Koch et al. 1994). Packstone mit einzelnen Grainstone-Fenstern. Nesterweise z.T. schlecht erhaltene Ooide, einzelne Bioklasten. – Bildbreite 7 mm.

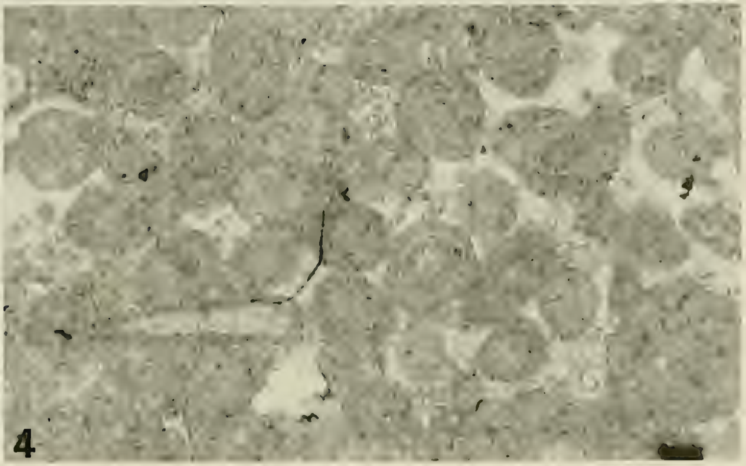
Fig. 4. Detailvergrößerung von Fig. 3. – Bildbreite 1,85 mm.

Zur Herkunft der Proben vgl. Abb. 3.


1


2


3


4

Tafel 3

Fig. 1. Dünnschliff von Probe „Nusp 13“. *Saccocoma*-führender Mudstone (vgl. MATYSZKIEWICZ 1997, Taf. 13, Fig. 3–8) im höheren Teil einer Turbiditlage, von *Chondrites* bioturbiert. – Bildbreite 9 mm.

Fig. 2. Anschliff der Probe „Nusp 13“ mit Turbiditlage. Im untersten Teil feinbrekziöser Grain- bis Packstone, darüber teilweise kreuzgeschichtete Fraktion, sekundär von *Thalassinoides*-Gängen durchwühlt. Darüber die laminar geschichtete Feinfraktion mit *Chondrites* aus Taf. 3, Fig. 1. – x1.

Zur Herkunft der Probe vgl. Abb. 3.

1

2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

5937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 266	5 S.	Stuttgart, 17. 9. 1998

Rolf Hugger – ehrenamtlicher Mitarbeiter des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart – 75 Jahre

Rolf Hugger, Forstamtsrat i. R., aus Albstadt-Onstmettingen, kann am 17. September 1998 die Vollendung seines 75. Lebensjahrs begehen. Das gibt Anlaß, auf ein dreiviertel Jahrhundert bewegtes Leben zurückzublicken. Aus diesem Leben gäbe es viel zu berichten. Von den vielfältigen Aktivitäten R. Huggers soll hier aus Anlaß seines Geburtstags nur seine nunmehr zwanzigjährige Tätigkeit als ehrenamtlicher Mitarbeiter des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart gewürdigt werden. Diese Zeilen sind zugleich ein Dank für seine Verdienste um das Museum.

R. Hugger wurde am 17.9.23 in Schwenningen am Neckar geboren. Er begann noch vor dem 2. Weltkrieg im Schönbuch mit der Ausbildung zum Beruf des Försters. Nach dem Krieg und nach langer Kriegsgefangenschaft in Rußland setzte er im Schönbuch und in Metzingen diese Ausbildung fort. Von dort führte ihn sein beruflicher Weg als Förster nach Albstadt-Onstmettingen. Mit ganzem Herzen war er Forstmann, kein Wunder bei seiner besonderen Liebe zur Natur und Landschaft. Ich habe ihn als engagierten Förster und exzellenten Kenner der einheimischen Tier- und Pflanzenwelt kennengelernt. Dies und seine große Heimatliebe führten bei ihm fast zwangsläufig dazu, daß er sich auch für die Gesteine und für die Fossilien sowie deren geologisches Umfeld interessierte. Da sein früheres Forstrevier auf Gemarkung Albstadt liegt, also inmitten der Schichten des Schwäbischen Juras, fielen ihm selbstverständlich auch die vielen schönen Jura-Fossilien auf, die es in dieser Gegend gibt. Er begann sie mit Begeisterung zu sammeln. Daraus wurde rasch eine Leidenschaft, und aus dieser heraus entstand eine wunderschöne, eindrucksvolle, große Fossiliensammlung, deren Schwerpunkt und besonderer Wert darin liegt, daß sie überwiegend aus der Region stammt und einen guten Überblick über die lokalen Fossilvorkommen gibt.

Ein Sammlertreffen am 13. Januar 1978 in Albstadt-Pfeffingen führte uns erstmals zusammen. Ich suchte damals nach guten Aufschlüssen im Subfurcaten-Oolith (Brauner Jura δ) für stratigraphische Untersuchungen. Eigentlich hatte ich wenig Hoffnung, jemanden zu finden der mir hier behilflich sein könnte. R. Hugger aber wußte sofort, was ich suchte, und konnte helfen. Noch im darauffolgenden Februar gingen wir gemeinsam ins Gelände im Gebiet des Hohenzollern. Der angekündigte

SMITHSONIAN
JAN 05 1999
LIBRARIES

Aufschluß im Subfurcaten-Oolith war hervorragend. Wir begannen gleich mit dem Graben. Daraus entwickelte sind dann eine erfolgreiche Grabungskampage, die sich über mehrere Jahre erstreckt hat. Gegraben wurde immer an Feiertagen und an Wochenenden. Recht bald erschien als erstes Ergebnis dieser Grabung eine gemeinsame Publikation „Zur Stratigraphie des Ober-Bajocium (Braunjura δ/ε-Grenzschichten) der Zollernalb (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg)", die 1979 erschienen ist. Dies war der Anfang einer erfolgreichen Zusammenarbeit, die noch heute andauert und aus der inzwischen eine herzliche Freundschaft wurde. Mit den Jahren wurde R. HUGGER so immer mehr zum unentbehrlichen ehrenamtlichen Mitarbeiter des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart.

R. HUGGER hat sich besonders für die paläontologische Abteilung (Jura-Fossilien) des Naturkundemuseums engagiert. Obwohl er, wie schon oben geschildert, selbst Fossilien sammelt, hat er stets selbstlos auch Funde, die er außerhalb seiner ehrenamtlichen Tätigkeit gesammelt hat, immer dem Museum übergeben, wenn es sich bei diesen um interessante Stücke für die Ausstellung oder für die Wissenschaft gehandelt hat. Bis heute kontrolliert er im Auftrag des Stuttgarter Naturkundemuseums den Bereich der südwestlichen Schwäbischen Alb nach wichtigen Bauaufschlüssen und Hangrutschen und meldet diese, sofern aus ihnen für die Wissenschaft wichtige Fossilien zu erwarten sind.

R. HUGGER war nicht unwesentlich daran beteiligt, daß früher noch bestehende Kenntnislücken über bestimmte Schichtabschnitte des Juras und deren Fossilinhalt inzwischen geschlossen werden konnten. Dies war allerdings mit viel Mühe und großem Arbeitseinsatz verbunden. So suchte er in seiner Freizeit oft stunden- ja manchmal tagelang nach Aufschlüssen, um Verknüpfungen zwischen weit auseinanderliegenden Profilen herstellen zu können. Hier kamen ihm natürlich die Kenntnisse durch seinen Beruf als Förster sehr zur Hilfe. In dem meistens waldreichen Albaufstiegsgebiet sind Aufschlüsse selten, und so suchte er in Bachanrissen, in Hangrutschen und in offenen Böschungen an den Rändern von Waldwegen. Selbstverständlich kontrollierte er auch Bauaufschlüsse. Oft erreichte mich dann im fernen Stuttgart Samstag- oder Sonntagabends ein Anruf mit folgenden Worten: „Ich glaube, ich habe das gefunden, was du suchst". In der Tat bestätigte sich dann anschließend beim gemeinsamen Geländegang, daß R. HUGGER mit seinem besonderen Spürsinn wieder einmal das Richtige gefunden hatte. Dabei beschränkte sich seine Tätigkeit für das Museums keineswegs nur auf die Meldung von Aufschlüssen. Hatte er nämlich einen interessanten Aufschluß gefunden, in dem besondere Fossilfunde zu erwarten waren, leistete er in der Regel vor Ort auch die notwendigen organisatorischen Vorarbeiten, die zu einer Grabung nötig waren. Er holte Genehmigungen ein, stellte Grabungswerkzeug zur Verfügung und grub selbstverständlich auch mit. Nach getaner Arbeit ging man oft zusammen in das Haus HUGGER, um dort gemütlich beieinander zu sitzen und die notwendige Nachbesprechung abzuhalten. Seine Frau HEIDI HUGGER kümmerte sich dann mit ganzer Hingabe um das leibliche Wohl der Grabungsmannschaft. Auch ihr sei an dieser Stelle herzlich gedankt, ganz besonders aber dafür, daß sie ihren Mann immer mit aller Kraft bei seinen vielen Aktionen zugunsten des Stuttgarter Museums unterstützt hat.

Nicht vergessen dürfen wir den Einsatz von R. HUGGER für das „Museum im Kräuterkasten" in Albstadt-Ebingen. Er hat nicht nur an der Einrichtung eines Teilbereich dieses Museums, das im Jahre 1987 eröffnet wurde, mitgewirkt, sondern auch seitdem dort die Interessen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart

Rolf Hugger, Forstamtsrat i. R., Albstadt-Onstmettingen wahrgenommen. Von Anfang an und bis heute führt er immer wieder interessierte Gruppen durch das „Museum im Kräuterkasten“. Bei solchen Gelegenheiten kann er dann auf seine reichen Erfahrungen in der regionalen Geologie zurückgreifen. Bei den Führungen in der Abteilung „Tierwelt der Alb“ kommt ihm natürlich sein ehemaliger Beruf als Förster zugute.

Als R. HUGGER selbst noch aktiv im Dienst stand, hat er sich an den Aktionen des Stuttgarter Naturkundemuseums hauptsächlich an Wochenenden, Feiertagen und im Urlaub beteiligt. Seitdem er sich im Ruhestand befindet, steht er immer bereit. So ist R. HUGGER auch heute noch ein unentbehrlicher Mitarbeiter des Museums. Dabei hat er nie Kosten verursacht, ganz im Gegenteil, er hat immer aus seiner eigenen Tasche dazugelegt. Dies ist in unserer heute eher egoistischen Zeit nicht gerade eine Selbstverständlichkeit. Darum freuen sich die Kollegen und Freunde am Stuttgarter Naturkundemuseum ganz besonders, daß ihm 1998 in Anerkennung seiner Verdienste das Bundesverdienstkreuz am Band verliehen wird. Wir sind sicher, daß sich R. HUGGER auch in Zukunft an vielen Aktionen des Museums mit vollem Einsatz beteiligen wird. Zu seinem 75. Geburtstag wünschen ihm das Staatliche Museum für Naturkunde Stuttgart und seine dort tätigen Freunde und Kollegen von ganzem Herzen alles Gute und beste Gesundheit.

G. DIETL

Größere Grabungen und Fundbergungen, an denen R. HUGGER beteiligt war:

1978–80: Grabungen im Subfurcaten-Oolith der Zollernalb, verschiedene Lokalitäten.
1979: Grabungen im oberen Braunen Jura (hauptsächlich im Macrocephalen-Oolith) von Hausen im Killertal.
1980: Grabungen im Ornaten-Oolith an verschiedenen Fundpunkten der Südwest-Alb.
1981: Fundbergung bei Baulanderschließungsmaßnahmen im Braunen Jura δ von Gosheim; Fundbergung (Riesenammonit) im Subfurcaten-Oolith von Zimmern; Grabungen im Macrocephalen-Oolith von Bisingen-Thanheim; Grabung in der Fuscus-Bank des Lochengebiets; Fundbergungen im oberen Dogger des Klettgaus.
1982: Fundbergungen bei Bauarbeiten im Braunen Jura δ von Gosheim.
1983: Fundbergungen und Profilaufnahme im Rahmen einer Geländeaktion der „International Subkommission on Jurassic Stratigraphy“ im Dogger von Digne, SE-Frankreich; Fundbergungen im Braunen Jura ε (Bathonium) am Plettenberg; Fundbergungen bei Kanalbauarbeiten im Subfurcaten-Oolith von Mössingen-Talheim.
1984: Grabungen im Subfurcaten-Oolith der Zollernalb.
1985–86: Grabungen und Profilaufnahmen im Auftrag der „International Subkommission on Jurassic Stratigraphy“ im Dogger von Sengenthal, Bayern.
1986: Grabungen im unteren Ornaten-Ton von Zimmern.
1987: Fundbergung im Blaukalk der Umgebung des Hohenzollern; Fundbergung im Macrocephalen-Oolith usw. in einer Großbaustelle in Blumberg-Zollhaus; Fundbergung bei Kanalbauarbeiten im Ornaten-Ton von Albstadt-Pfeffingen.
1988–89: Grabungen und Fundbergungen im Dogger der Autobahnbaustelle „Aichelbergaufstieg“ unterhalb von Gruibingen.
1990: Fundbergung in einer Baugrube des Weißen Jura γ von Albstadt-Onstmettingen; Fundbergung im Macrocephalen-Oolith in einer Baustelle in der Ortsmitte von Albstadt-Pfeffingen.
1991: Bergung einer großen Seelilienkolonie aus dem Posidonien-Schiefer bei Straßenbauarbeiten am Ortsrand von Bisingen-Steinhofen; Grabungen im Ornaten-Ton im Rutschgebiet am Irrenberg, Zollernalb.
1992: Grabungen im Unter-Callovium von Zimmern.
1994: Bergung einer großen Seelilienkolonie aus dem Schwarzen Jura γ bei Baulanderschließungsmaßnahmen in Böbingen/Ostalbkreis.
1993 bis auf weiteres: Einrichtung von Grabungsstellen und Grabungen im Nusplinger Plattenkalk von Nusplingen und Egesheim.

An folgenden wissenschaftlichen Veröffentlichungen war R. HUGGER in Würdigung seiner Verdienste als Co-Autor beteiligt:

DIETL, G. & HUGGER, R. (1979): Zur Stratigraphie des Ober-Bajociums (Braunjura δ/ε-Grenzschichten) der Zollernalb (Schwäbische Alb, Baden-Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **43**: 1–14, 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., EBEL, K. & HUGGER, R. (1979): Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Varians-Schichten (Mittel- und unteres Ober-Bathonium) von Talheim am Lupfen (südwestl. Schwäbische Alb). – Paläont. Z., **53/3–4**: 182–197, 4 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. HUGGER, R. & SCHAAF, D. (1983): Die Lage der Bajocium/Bathonium-Grenze (Mittlerer Jura) in der südwestlichen Schwäbischen Alb, SW-Deutschland. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **138**: 75–84.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **152**: 25–40, 1 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M. & HUGGER, R. (1996): Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Württemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **236**: 1–12, 7 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **153**: 185–203, 4 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ZÜGEL, P. & HUGGER, R. (1998): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) – Grabungskampagne 1997. – Jh. Ges. Naturk. Württemberg, **154**; Stuttgart (im Druck).

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHS
MAR 22 19
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 267	61 S., 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, 30. 10. 1998

Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg)

The ammonite fauna of the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone, SW Germany)

Von Günter Schweigert, Stuttgart

Mit 12 Tafeln, 3 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract

The ammonite fauna of the Nusplingen Lithographic Limestone (Swabian Upper Jurassic) is described in detail. It is compared with non-compressed faunas of the same age. With the exception of the lowermost part of the section the ammonite fauna of the Nusplingen Lithographic Limestone is attributed to the *hoelderi* horizon of the Ulmense Subzone (Beckeri Zone, Late Kimmeridgian). The basal parts of the Nusplingen Lithographic Limestone yield an ammonite faunula which represents the *zio-wepferi* horizon β of the Ulmense Subzone. In other parts of the Swabian Alb both the *zio-wepferi* horizon β and the succeeding *hoelderi* horizon lie in the „Liegende Bankkalke“ or in the „Zementmergel“ Formations. Both ammonite faunas show a submediterranean character with only very few mediterranean and subboreal faunal elements. The new ammonite species *Lingulaticeras pseudopercevali* n. sp., *Silicisphinctes russi* n. sp., and *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. are described. The preoccupied specific name *Ammonites inflatus siliceus* Quenstedt is replaced by *Physodoceras nattheimense* nom. nov.

Zusammenfassung

Die Ammonitenfauna des oberjurassischen Nusplinger Plattenkalks (westliche Schwäbische Alb) wird ausführlich beschrieben und mit zeitäquivalenten Faunen in körperlicher Erhaltung verglichen. Abgesehen von den untersten Plattenkalklagen repräsentiert die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks den *hoelderi*-Faunenhorizont der mittleren Ulmense-Subzone (Beckeri-Zone, Ober-Kimmeridgium). Eine kleine Ammonitenfauna aus den untersten Plattenkalkpartien gehört dem *zio-wepferi*-Horizont β der Ulmense-Subzone an. Beide aufeinanderfolgende Faunenhorizonte sind andernorts im Schwäbischen Jura in den Formationen der Liegenden Bankkalke oder der Zementmergel enthalten. Die Ammoniten-

---

Gedruckt mit Mitteln der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e.V.

faunen enthalten überwiegend submediterrane Faunenelemente. Hochmediterrane oder gar subboreale Faunenelemente sind nur sehr untergeordnet vertreten. An neuen Ammonitenarten werden aus der Ulmense-Subzone *Lingulaticeras pseudopercevali* n. sp., *Silicisphinctes russi* n. sp. und *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. beschrieben. Der präokkupierte Artname *Ammonites inflatus siliceus* Quenstedt wird durch *Physodoceras nattheimense* nom. nov. ersetzt.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Forschungsgeschichte 3
3. Lithostratigraphie des Nusplinger Plattenkalks und äquivalenter Formationen 4
4. Profile des Nusplinger Plattenkalks 5
5. Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks und zeitlich äquivalenter Formationen 7
   5.1 Erhaltung 7
   5.2 Biostratigraphie 7
   5.3 Systematik 9
   5.4 Weitere Ammonitenarten des *hoelderi*-Faunenhorizonts 30
6. Altersstellung und Korrelation der Nusplinger Ammonitenfauna 31
7. Literatur 33

1. Einleitung

In dem schon in der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts bekannten Vorkommen des Nusplinger Plattenkalks auf dem „Westerberg“ bei Nusplingen (westliche Schwäbische Alb, GK 25, Blatt 7819 Meßstetten; Schweizer 1994) wird seit 1993 von Mitarbeitern des Staatlichen Museums für Naturkunde Suttgart planmäßig gegraben. Neben den außergewöhnlichen Fossilien dieses Vorkommens, wie Wirbeltierresten, Krebsen und Pflanzen, kamen auch Ammoniten in reicher Zahl zum Vorschein. Ammoniten und deren Unterkiefer, die Aptychen, stellen sogar mit Abstand die häufigsten Makrofossilien des Nusplinger Plattenkalks dar. Sie sind in zweierlei Beziehung von besonderer Bedeutung. Zum einen trägt ihre mitunter außergewöhnliche Erhaltung dazu bei, Informationen zur Funktionsmorphologie und Paläoökologie des Ammonitentiers zu gewinnen (Magen- bzw. Kropfinhalte, in-situ-Funde von Kieferelementen, Bewuchs, Bißspuren). Andererseits ist die Ammonitenbiostratigraphie im Oberjura die bislang allen anderen Ansätzen überlegene Methode, die Fundschichten zeitlich einzuordnen. Die hinreichend exakte Datierung ist aber eine wesentliche Voraussetzung, um gleichaltrige Schichten in anderer Lithofazies und in weiter entfernten Gebieten verläßlich miteinander korrelieren zu können. Die Analyse der Ammonitenfauna über eine längere Profilstrecke hinweg ermöglicht schließlich auch eine ungefähre Abschätzung der in der Ablagerung enthaltenen Zeitdauer. Die hier vorliegende systematische Untersuchung der Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks soll die Grundlagen für solche Überlegungen schaffen. Darüber hinaus bietet die Nusplinger Ammonitenfauna auch die Möglichkeit, die phylogenetischen Beziehungen einiger Gruppen zu erhellen, besonders im Hinblick auf den Geschlechtsdimorphismus.

Abkürzungen im Text:

SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart		
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen		
IGPS	Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Stuttgart		
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München		
D	Durchmesser	Ir/2	Innenrippen pro halbem Umgang
Wh	Windungshöhe	Ki/2	Umbilikalknoten pro halbem Umgang
Wb	Windungsbreite	Ka/2	Lateralknoten pro halbem Umgang
Nw	Nabelweite	[M]	makroconche Ammonitenart
Ar/2	Außenrippen pro halbem Umgang	[m]	mikroconche Ammonitenart

Dank

Für zahlreiche Diskussionen und die Möglichkeit zum Studium von umfangreichem Vergleichsmaterial danke ich den Herren Dr. F. Atrops (Lyon), Dr. G. Schairer (München), Prof. Dr. A. Zeiss (Erlangen) sowie A. Scherzinger (Immendingen-Hattingen). Die Herren Dr. M. Krautter (Stuttgart), Dr. A. Liebau (Tübingen), Dr. G. Schairer und Dr. W. Werner (beide München) ermöglichten freundlicherweise die Sichtung und Ausleihe von Sammlungsmaterial. Frau R. Harling (Stuttgart) zeichnet für einen Großteil der fotografischen Aufnahmen verantwortlich. Weiterhin danken wir den Herren M. Kapitzke und M. Rieter (beide Stuttgart) für ihren Einsatz bei der Grabung und bei den daran anschließenden, aufwendigen Präparationsarbeiten. Die Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne das Engagement von Dr. G. Dietl (Stuttgart), die Grabung im Nusplinger Plattenkalk durchzuführen und wissenschaftlich auszuwerten, sowie die großzügige finanzielle Förderung dieses Projekts seitens der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projekt DI 680/1).

2. Forschungsgeschichte

Obwohl durch den Steinbruchbetrieb im vergangenen Jahrhundert und verschiedene Grabungen eine Vielzahl von Ammonitenfunden aus dem Nusplinger Plattenkalk zutage gefördert wurden, fehlte doch bisher eine ausführliche Bearbeitung der Ammonitenfauna – ähnlich wie auch bei anderen Ammonitenfaunen aus Plattenkalken wie selbst aus dem Solnhofener Schiefer (vgl. Zeiss 1992). Der einzige, der überhaupt einige wenige Fundstücke aus Nusplingen abbildete, war Quenstedt (1888). Oppel (1863) befaßte sich nur flüchtig mit den Ammoniten des Nusplinger Plattenkalks, da er annahm, diese seien mit solchen aus dem Solnhofener Plattenkalk identisch und ging deswegen auch von einem untertithonischen Alter des Nusplinger Plattenkalks aus (Oppel 1858, 1863). In einer Fossilliste zählte Engel (1908: 470) eine Reihe von Ammonitenarten aus dem Nusplinger Plattenkalk auf, wobei die Schwierigkeiten bei der Bestimmung und auch Fundortverwechslungen mit Material aus dem Solnhofener Plattenkalk offenkundig werden. Berckhemer (1922, 1929) gelang es schließlich, die stratigraphische Stellung des Nusplinger Plattenkalks innerhalb des Schwäbischen Jura durch Ammonitenfunde aus den unterlagernden Liegenden Bankkalken und aus dem Plattenkalk näher einzugrenzen. Bei der umfassenden Bearbeitung der Ammonitenfauna des oberen Weißjura (Berckhemer & Hölder 1959) blieben jedoch die Plattenkalk-Ammoniten weiterhin unberücksichtigt. Bei den Kartierungen durch Gebert (1964) und Temmler (1964, 1966) wurde versucht, die Altersbeziehungen zwischen dem Plattenkalk und dem umgebenden Massenkalk anhand von Ammoniten festzustellen. Dabei kam man jedoch vorschnell zum Schluß einer Gleichaltrigkeit, denn grundlegende Untersuchungen der hierfür relevanten Ammonitengruppe lagen zum damaligen Zeitpunkt noch gar nicht vor. ZIEGLER (1972) befaßte sich mit Vertretern der Gattung *Sutneria* und untersuchte dabei die Originalstücke von OPPEL (1863) aus dem Solnhofener Plattenkalk und – wie er glaubte – QUENSTEDTS Vergleichsstück aus dem Nusplinger Plattenkalk. Erst kurz vor Beginn der neuen Grabungen im Nusplinger Plattenkalk durch das Stuttgarter Naturkundemuseum wurde die seit OPPEL übliche Einstufung des Plattenkalks und zeitäquivalenter Schichten des Schwäbischen Jura in das Unter-Tithonium und eine entsprechende Korrelation mit dem Fränkischen Jura in Frage gestellt und stattdessen ein Ober-Kimmeridgium-Alter angenommen. Diese Erkenntnis wurde im wesentlichen durch die Analyse stratigraphisch aufeinanderfolgender Ammonitenfaunen (Faunenhorizonte) im Schwäbischen Jura gewonnen, deren erste Grundlagen bereits in den 20er Jahren dieses Jahrhunderts gelegt worden waren (FISCHER 1922; BERCKHEMER 1922). Diese Grundlagen konnten jetzt weiter untermauert und im betreffenden Abschnitt noch erheblich verfeinert werden (SCHWEIGERT 1996; SCHWEIGERT et al. 1996; SCHWEIGERT & SCHERZINGER 1997). In dieses Schema fügt sich auch die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks ein. Eine frühere Einstufung des Nusplinger Plattenkalks in das Kimmeridgium durch HÖLDER (1964) bezog sich auf die inzwischen aufgegebene frühere englische Fassung der Kimmeridgium-Stufe, die auch noch das heute gebrauchte Tithonium mit umfaßte.

3. Lithostratigraphie des Nusplinger Plattenkalks und äquivalenter Formationen

Der Nusplinger Plattenkalk wurde 1843 von QUENSTEDT erstmals beschrieben. Typuslokalität dieser Formation ist eine kleine, stark verwachsene, aber noch heute sichtbare Grube an der alten Steige von Nusplingen auf die Hochfläche des Westerbergs. Der Nusplinger Plattenkalk ist außerdem eine der Typuslokalitäten des Weißen Jura zeta QUENSTEDTS. Etwas unterhalb der kleinen Grube befindet sich ein weiterer aufgelassener Steinbruch, in dem die Basis des Nusplinger Plattenkalks aufgeschlossen ist. Diese Basis kann mit dem erstmaligen Auftreten von Kalklaminiten über den bioturbierten, mikritischen Kalken der unterlagernden Liegenden Bankkalk-Formation definiert werden. Die Obergrenze der Plattenkalk-Fazies wird von allochthonen Massenkalk-Blöcken gebildet, die von benachbarten älteren Riffen hereingestürzt oder -geglitten sind. Darüber sind keine jüngeren Formationen mehr erhalten geblieben. Der Ausstrich des Nusplinger Plattenkalks ist auf das Gebiet zwischen Nusplingen und Egesheim beschränkt. Im wesentlichen handelt es sich um 2 voneinander getrennte Vorkommen, das der „Westerberg-Wanne“ sowie das nur noch relikthaft erhaltene Vorkommen der „Großer Kirchbühl-Wanne“ (DIETL et al. 1998). Die bekannte Mächtigkeit der Plattenkalk-Fazies beträgt zwischen 10,5 und 17 Metern. Charakteristikum des Nusplinger Plattenkalks sind die darin eingeschalteten turbiditischen Brekzienbänke, die MEISCHNER (1964) als „Allodapische Kalke“ bezeichnete. Der Plattenkalk selbst zeigt keine regelmäßige Lamination, teilweise aber eine Feinschichtung bis in den Submillimeterbereich. Reichlich enthaltener Biodetritus und eine schlechtere Sortierung der Feinfraktion führt im allgemeinen zu rauheren Oberflächen als im Solnhofener Plattenkalk. Im unteren Profilabschnitt treten flächenhaft dünne Silexlagen auf, während sich der höhere Abschnitt durch erhöhte Kerogengehalte und feinverteilten Pflanzenhäcksel auszeichnet.

Nicht zur Formation des Nusplinger Plattenkalks gehörig ist der wenige Kilometer südlich auftretende Kolbinger Plattenkalk. Dieser weist eine außerordentlich regelmäßige, zyklische Lamination auf und ist bis auf gelegentliche Grabgänge völlig fossilleer. Der meist stark umkristallisierte, ockergelbe bis leicht rötlich gefärbte Kolbinger Plattenkalk überlagert meist einen dolomitisierten Massenkalk. Nur auf der Ostseite des Lippachtals ist das weitere Unterlager aufgeschlossen, das an dieser Stelle aus geringmächtigen Zementmergeln und leicht verschwammten Liegenden Bankkalken besteht. Nach diesen Lagerungsbeziehungen stellt der Kolbinger Plattenkalk offensichtlich ein Äquivalent zu jüngeren Abschnitten des Nusplinger Plattenkalks dar.

Weitere mit dem Nusplinger Plattenkalk zeitgleiche Bildungen finden wir auf der mittleren und westlichen Schwäbischen Alb in Gestalt höherer Profilabschnitte der Liegenden Bankkalk-Formation im Übergang zu den Zementmergeln. Auf der östlichen Schwäbischen Alb wurden äquivalente Schichten bei Kartierungen meist den „Zwischenkalken“ innerhalb der Zementmergel-Formation zugeschlagen. Daneben herrschte gleichzeitig weiterhin Schwammriff-Wachstum; man spricht hierbei zusammenfassend vom „Oberen Massenkalk“, der im einzelnen jedoch eine Vielzahl spezieller Faziesbildungen beinhalten kann. Lokal findet man auch eine Korallen-Fazies entsprechender Altersstellung (Nattheim bei Heidenheim). Im Gebiet des nördlichen Hegau sowie auf der Heidenheimer Alb tritt außerdem eine grobdetritische, Kalkooide führende Ausbildung auf, die man auf der Ostalb als „Brenztal-Trümmerkalk“ oder „Brenztal-Trümmeroolith“ bezeichnet. Auf der Westalb weist der grobdetritische „Hattingen-Trümmerkalk“ eine entsprechende Lithofazies auf. Eine stark bioturbierte, feinerkörnige Ausbildung, die sich mit dem Hattingen-Trümmerkalk verzahnt, wird als Fazies der „Rauhen Kalke“ bezeichnet (SCHREINER 1961).

Die genannten Bildungen werden mit einer meist auffälligen Diskontinuitätsfläche von den hellen, mikritischen Kalken der Hangenden Bankkalk-Formation überlagert (SCHWEIGERT 1996). In der weiteren Umgebung der Nusplinger Plattenkalk-Vorkommen sind diese Hangenden Bankkalke jedoch bereits vollständig abgetragen.

4. Profile des Nusplinger Plattenkalks

Ein Gesamtprofil des Nusplinger Plattenkalks wurde vor Beginn der aktuellen Grabungen nicht dargestellt, da die verschiedenen Teilprofile aus Übertageaufschlüssen nicht korreliert werden konnten. Für den Nusplinger Steinbruch existierte eine Beschreibung von ALDINGER (1930) mit einer Schichtterminologie, die auch bei der jetzigen Grabung übernommen wurde. Bei zwei Forschungsbohrungen, die von der Bodenprüfstelle Tübingen im Auftrag des Geologischen Landesamts Baden-Württemberg abgeteuft wurden, konnten vollständige Profile durch den Nusplinger Plattenkalk dargestellt werden. Die Profile der beiden Grabungsstellen im Nusplinger und im Egesheimer Steinbruch konnten mit Hilfe dieser Bohrungen korreliert werden (Abb. 1). Für das Teilprofil des Egesheimer Steinbruchs wurde eine neue Schichtterminologie gewählt, da zu Beginn der Grabung die Korrelation noch völlig unklar war und die ALDINGERsche Terminologie nicht auf eine Fortsetzung ins Liegende angelegt gewesen ist. Eine detaillierte Darstellung der aus den Übertageaufschlüssen und Bohrungen gewonnenen Profile ist der Arbeit von DIETL et al. (1998) zu entnehmen.

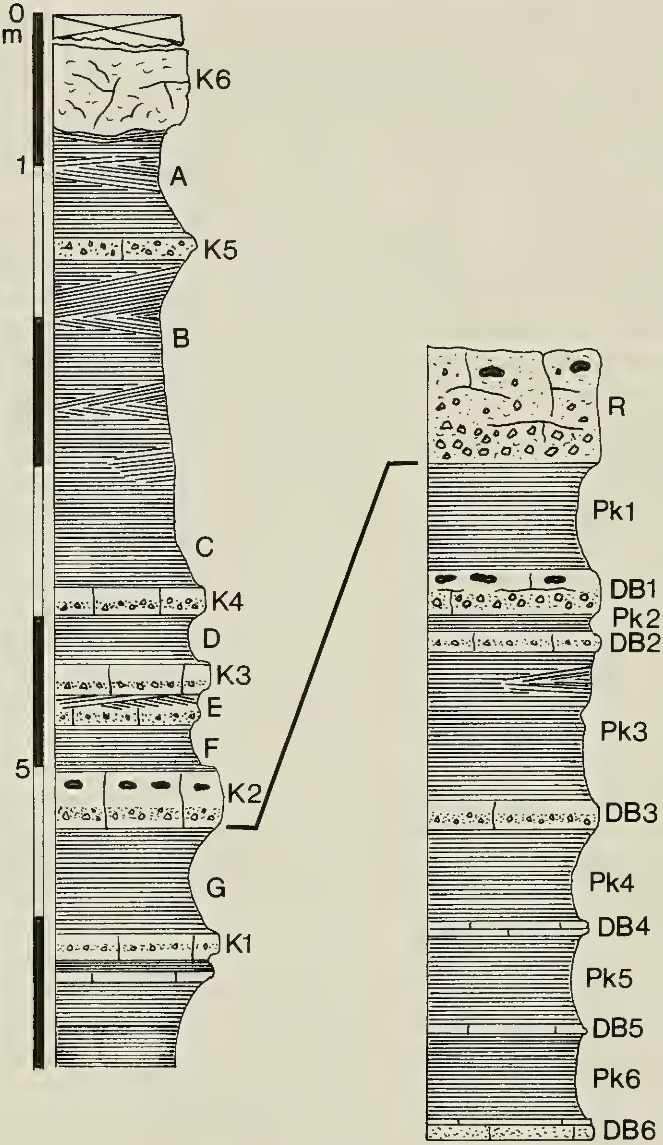

0
m
1
5
K6
A
K5
B
C
K4
D
K3
E
F
K2
G
K1
R
Pk1
DB1
Pk2
DB2
Pk3
DB3
Pk4
DB4
Pk5
DB5
Pk6
DB6

Abb. 1. Profil des Nusplinger Plattenkalks, kombiniert aus dem Nusplinger Steinbruch (links, Schichtbezeichnungen nach ALDINGER 1930) und dem Egesheimer Steinbruch (rechts, Schichtbezeichnungen der neuen Grabung).

5. Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks und zeitlich äquivalenter Formationen

5.1 Erhaltung

Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks liegt im allgemeinen in einer für Plattenkalke üblichen flachgedrückten Erhaltung vor (SEILACHER et al. 1976). Suturerhaltung kommt nicht vor, doch kann man durch die Länge des Sipho und den Verdrückungsgrad in den meisten Fällen die Länge der Wohnkammer einfach bestimmen. Die Plattenkalk-Erhaltung könnte bei schräger Einbettung leicht zu Verzerrungen führen, die dann eine Identifizierung erschweren würden. Solche schräg eingebetteten Exemplare sind jedoch im Nusplinger Plattenkalk vergleichsweise selten. Mitunter finden sich in einigen etwas bioturbaten Bänken sogar zumindest halbkörperlich erhaltene Exemplare. Nahezu ausschließlich bei den Formen mit breitem Windungsquerschnitt tritt gelegentlich eine senkrechte Einbettung auf, die es gestattet, auch die Gehäusebreite zu bestimmen. Nicht selten sind die Ammonitengehäuse unvollständig erhalten, was fast immer auf mechanische Beanspruchung der Schale durch Freßfeinde zurückgeführt werden kann. So findet man vollständige Phragmokone ohne Wohnkammer oder im hinteren Wohnkammerdrittel aufgebissene Gehäuse bis hin zu isoliert eingebetteten Schalenfragmenten. In zeitäquivalenten Schichten kommt die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks in normaler Stein- oder Prägekernerhaltung vor, so daß ergänzendes Vergleichsmaterial vorliegt, das sich für eine artliche Ansprache der meisten im Plattenkalk auftretenden Formen eignet. Den flachgedrückten Exemplaren sind deswegen, soweit möglich, weniger stark verdrückt erhaltene Stücke aus der Liegenden Bankkalk-Formation oder der Zementmergel-Formation zur Seite gestellt.

Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks stammt ausschließlich aus dem Material der neuen Grabungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart im Egesheimer und im Nusplinger Steinbruch sowie aus Aufsammlungen am „Großen Kirchbühl“. Quantitative Aussagen zur Zusammensetzung der Nusplinger Ammonitenfauna sind aufgrund der sehr unterschiedlichen Erhaltung und Präparierbarkeit der auftretenden Taxa nur eingeschränkt möglich.

5.2 Biostratigraphie

Die Ammoniten des Nusplinger Plattenkalks lassen sich zwei deutlich unterscheidbaren Faunenhorizonten zuordnen, die in die Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgiums gehören (Abb. 2). Die basalen Plattenkalklagen der Westerberg-Wanne sowie das geringmächtige Plattenkalk-Profil am „Großen Kirchbühl“ enthalten den *zio-wepferi*-Horizont β. Dieser Faunenhorizont ist vor allem durch das Auftreten extrem engrippiger Perisphinctiden, einem Häufigkeitsmaximum von *Ochetoceras zio* (OPPEL) sowie von *Sutneria rebholzi* BERCKHEMER gekennzeichnet, während *Metahaploceras wepferi* (BERCKHEMER) bereits seltener ist und seine marginalen Knötchen zurückbildet (vgl. SCHWEIGERT & ZEISS 1998). Das restliche Plattenkalk-Profil weist eine in ihrer Artzusammensetzung einheitliche Fauna auf, die den *hoelderi*-Horizont darstellt. Dieser wurde in SCHWEIGERT (1996) sowie SCHWEIGERT et al. (1996) bereits eingeführt und kurz charakterisiert. Der jüngste

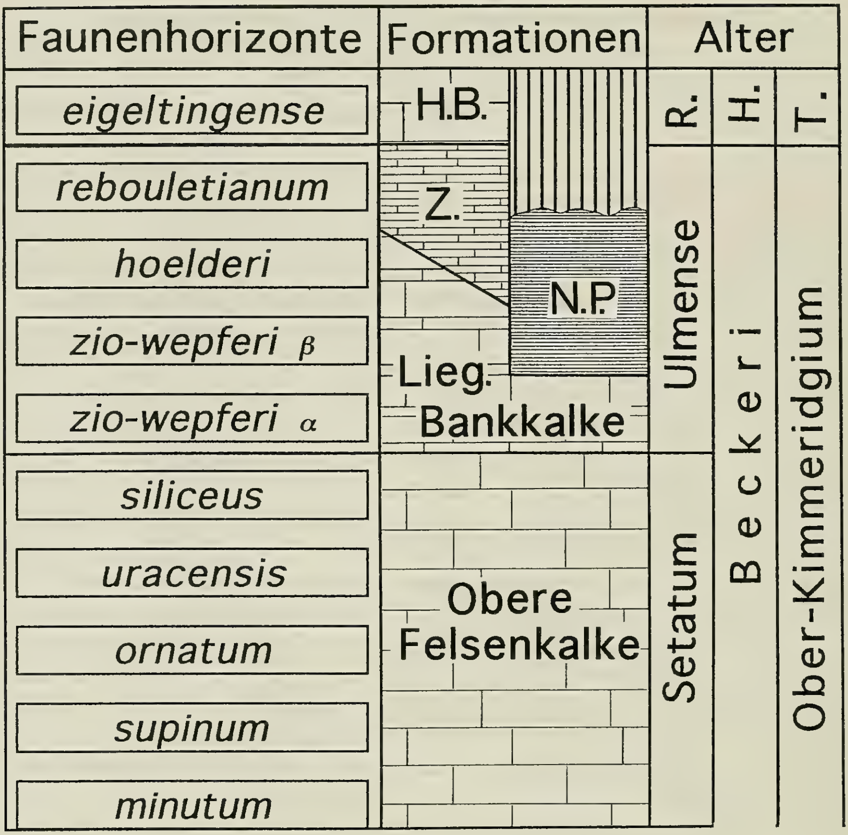

Faunenhorizonte
Formationen
Alter
eigeltingense
rebouletianum
hoelderi
zio-wepferi β
zio-wepferi α
siliceus
uracensis
ornatum
supinum
minutum
H.B.
Z.
N.P.
Lieg. Bankkalke
Obere Felsenkalke
R.
H.
T.
Ulmense
Setatum
B e c k e r i
Ober-Kimmeridgium

Abb. 2. Faunenhorizont-Abfolge im Ober-Kimmeridgium Südwestdeutschlands und stratigraphische Reichweite des Nusplinger Plattenkalks. – Abkürzungen: H. B. = Hangende Bankkalke; N. P. = Nusplinger Plattenkalk; Z = Zementmergel; T = Tithonium; H. = Hybonotum-Zone; R = Riedense-Subzone.

Faunenhorizont der Ulmense-Subzone, der *rebouletianum*-Horizont, ist im Gebiet von Nusplingen erosionsbedingt bereits nicht mehr vorhanden. In den verschwammten Gesteinspartien, mit denen das Profil des Nusplinger Plattenkalks abschließt, findet man gelegentlich Ammoniten aus dem *zio-wepferi*-Horizont α, wie sie auch im Unterlager des Plattenkalks und in den benachbarten Riffgesteinen auftreten. Damit ist sowohl durch die Ammonitenführung als auch durch verkippte Geopetalgefüge und den fehlenden faziellen Übergang zu den unterlagernden Plattenkalken die Allochthonie dieser Schwammkalke erwiesen.

Der *zio-wepferi*-Horizont β wurde außer im basalen Nusplinger Plattenkalk noch an zahlreichen weiteren Lokalitäten im Schwäbischen und Fränkischen Jura nachgewiesen:

Schwäbische Alb: Nattheim, Steinweiler, Gussenstadt, Grabenstetten (beide Steigen), Lenningen-Krebsstein, Arnegg, Herrlingen-Lautern, Erpfingen (Stbr.

Richtung Dreherhof), Gammertingen, Kolbingen (Kolbinger Steige und beim „Steigeleloch", Tuttlingen (Mattsteige), Engen (Stbr. am „Eck").
Fränkische Alb: Torleite bei Dollnstein, Großmehring bei Ingolstadt.

Der *hoelderi*-Horizont ist bisher nur im Schwäbischen Jura, an folgenden Lokalitäten nachgewiesen: Neresheim, Sontheim/Brenz, Ulm-Söflingen, Grabenstetten (Steige von Urach beim „Basaltgang"), Römerstein-Donnstetten (Stbr. am „Salzwinkel"), Gammertingen, Buchheim, Engen (eheml. Stbr. am „Bauhof"), Zimmerholz.

5.3 Systematik

Familie Oppeliidae Bonarelli 1894
Unterfamilie Glochiceratinae Hyatt 1900
Gattung *Ochetoceras* Haug 1885

Typusart: *Ammonites canaliculatus* von Buch 1831.

Ochetoceras cf. *zio* (Oppel) [M]

Taf. 1, Fig. 1–2, 6–7

cf. 1863 *Ammonites Zio* Opp. – Oppel, S. 196, Taf. 52, Fig. 7.
cf. 1908 *Ochetoceras Zio* Opp. sp. – Engel, S. 470.
cf. 1922 *Ochetoc. Zio* Opp. – Berckhemer, S. 72.
v cf. 1959 *Ochetoceras zio* (Oppel). – Berckhemer & Hölder, S. 100, Taf. 24, Fig. 123, 125, Abb. 72, 74.
v cf. 1964 *Ochetoceras (Ochetoceras) zio* (Oppel). – Höroldt, S. 76, Taf. 5, Fig. 6, non Taf. 4, Fig. 7.
1976 *Oppelia*. – Seilacher et al., Fig. 7c.

Material: Etwa 15 Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, zahlreiche weitere aus den Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb, 2 Exemplare von der Torleite bei Dollnstein (Fränkische Alb).

Beschreibung. – Die Vertreter der Gattung *Ochetoceras* im Nusplinger Plattenkalk sind an einem kalzitischen Band, das den Boden des Hohlkiels bildet, leicht von anderen Oppeliiden, besonders von der bei juvenilen Exemplaren ähnlichen Art *Neochetoceras subnudatum* (Fontannes) zu unterscheiden. Die Skulptur besteht aus Sichelrippen, die auf der Flankenmitte durch eine schmale Rinne unterbrochen werden. Die Sekundärrippen gabeln sich im Bereich der ventromarginalen Schulter fein auf und laufen in den gezähnten, aber nicht undulierenden Hohlkiel hinein.

Die Art *Ochetoceras zio* (Oppel) ist recht variabel und umfaßt auch die etwas unregelmäßiger skulpturieren Formen, die von Höroldt (1964) als eigene Art *O. irregulare* aufgefaßt worden sind. Die am besten mit dem von Oppel (1863, Taf. 52, Fig. 7) abgebildeten Stück übereinstimmenden Stücke stammen aus dem *zio-wepferi*-Horizont β, in dem Ochetoceraten auf Kosten von *Metahaploceras wepferi* ohnehin häufiger sind. Ein gut vergleichbares, aber verdrücktes Exemplar wurde im Plattenkalk des Großen Kirchbühl gefunden. Die am vollständigsten erhaltenen Exemplare von *O.* cf. *zio* aus dem *hoelderi*-Horizont des Nusplinger Plattenkalk weisen meistens bei einem Durchmesser von etwa 50 mm einen auffälligen Skulpturwechsel auf, wobei die ventromarginalen Rippenäste extrem fein werden. Stücke mit einer ebensolchen Skulptur wurden von Berckhemer & Hölder (1959) als Varietät *„tenue"* bezeichnet. Hierin unterscheiden sie sich vom typischen *O. zio* (Oppel).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 63079	43	31	–	10,0	–	–
SMNS 63533	47	22,5	–	9,0	?	?
SMNS 63590	59	31	–	8,5	–	(–)
SMNS 63223	65	33,5	–	10,5	–	–
SMNS 63444	81	41	–	20	–	–
SMNS 63390	93	82	–	44,8	–	18

Gattung *Granulochetoceras* Geyer 1960

Typusart: *Ammonites uracensis* Dietlen 1911.

Emendierte Diagnose. – Hochmündige Ammoniten mit Sichelskulptur, die durch knotige Verdickungen verstärkt ist. Breiter Lateralkanal und sehr hoher, wellig undulierender und zusätzlich fein gesägter Hohlkiel.

Granulochetoceras ornatum Berckhemer & Hölder [M]

Taf. 3, Fig. 3–4

v 1914 *Oppelia (Ochetoceras) semimutata* Font. – Schneid, S. 128, Taf. 6, Fig. 9.
v * 1959 *Ochetoceras ornatum* n. sp. – Berckhemer & Hölder, S. 101 f., Taf. 24, Fig. 126–128, Abb. 73.
v 1964 *Ochetoceras (Ochetoceras) ornatum* (Berckh. & Hölder). – Höroldt, S. 78, Taf. 5, Fig. 7.
v non 1992 *Ochetoceras (Ochetoceras) ornatum* Berckhemer & Hölder. – Finkel, S. 231, Abb. 77.
v 1994 *Ochetoceras (Ochetoceras) ornatum* Berckhemer & Hölder. – Schlegelmilch, S. 49, Taf. 15, Fig. 4.

Material: 1 Exemplar aus dem Nusplinger Plattenkalk; etwa 10 weitere Exemplare aus der Setatum-Subzone.

Beschreibung. – Gegenüber *Ochetoceras* cf. *zio* (Oppel) und *O. semimutatum* (Fontannes) ist die Berippung wesentlich gröber, besonders was die Sekundärrippen angeht. Bei körperlich erhaltenen Stücken zeigt sich, daß der Hohlkiel zumindest in einem bestimmten Skulpturstadium im Gegensatz zur Gattung *Ochetoceras* wellenartig an- und abschwillt. Eine Lateralfurche ist in der Regel breiter und deutlicher ausgeprägt als bei *Ochetoceras*.

Bemerkungen. – Der Holotypus von *G. ornatum* stammt aus dem *ornatum*-Horizont der Setatum-Subzone. Die Art ist in diesem Horizont verhältnismäßig häufig. Der *ornatum*-Horizont ist allerdings nicht nach dieser Art, sondern nach *Hybonoticeras ornatum* (Spath) benannt. Trotz der morphologischen Ähnlichkeit scheinen die Gattungen *Ochetoceras* und *Granulochetoceras* nicht direkt auseinander hervorzugehen, wie es Geyer (1960) annahm. Frühe, noch unbeschriebene Vertreter von *Granulochetoceras* kommen nämlich bereits in der basalen Athleta-Zone (Trezeense-Subzone) des Ober-Calloviums von Westfrankreich vor, also lange vor *Ochetoceras* (Material von Dr. J.-P. Baloge, Angers). Aufgrund seiner skulpturellen Ähnlichkeit kommt die Art „*Glochiceras*“ *procurvum* Ziegler als mikroconcher Partner von *G. ornatum* in Frage. Entgegen den Angaben bei Ziegler (1958) oder Berckhemer & Hölder (1959) stammt der Holotypus dieser Art nicht aus der Subeumela-Subzone, sondern ebenfalls aus der Setatum-Subzone. In der Ulmense-Subzone wurden derartige Mikroconche bisher noch nicht gefunden.

Gattung *Glochiceras* HYATT 1900

Typusart: *Ammonites nimbatus* OPPEL 1862.

Glochiceras cf. *lens* BERCKHEMER [m]

v cf. 1858 *Ammonites politulus.* – QUENSTEDT, S. 776, Taf. 95, Fig. 26.
v cf. 1888 *Ammonites politulus.* – QUENSTEDT, S. 1079, Taf. 125, Fig. 15.
v 1958 *Glochiceras (Glochiceras) lens rostratum* BERCKHEMER n. subsp. – ZIEGLER, S. 114, Taf. 10, Fig. 13–14.
v cf. 1959 *Glochiceras (Glochiceras) lens* BERCKHEMER. – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 108, Taf. 26, Fig. 143.
v cf. 1959 *Glochiceras (Glochiceras) politulum* (QUENSTEDT). – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 108, Taf. 26, Fig. 135.

Material: Zahlreiche Exemplare (>30) aus dem Nusplinger Plattenkalk, den Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb.

Beschreibung (vgl. ZIEGLER 1958). – In flachgepreßtem Zustand läßt sich *Glochiceras* cf. *lens* von Vertretern der Gattung *Lingulaticeras* durch eine kragenartige Einschnürung vor dem Mundsaum unterscheiden, falls dieser erhalten ist. Gerade bei Funden aus dem Nusplinger Plattenkalk ist dies nur selten der Fall, so daß in vielen Fällen eine sichere Unterscheidung von anderen Oppeliiden kaum möglich ist. Die vorliegende Art ist in ihrem Durchmesser außerordentlich variabel. Besonders große Stücke wurden von QUENSTEDT als *Ammonites lingulatus politulus* beschrieben. Es bestehen jedoch alle Übergänge zu wesentlich kleineren Exemplaren, die morphologisch von der Art *G. lens* BERCKHEMER praktisch nicht unterscheidbar sind. Der Holotypus der letzteren Art wurde aus dem *ornatum*-Horizont der Setatum-Subzone beschrieben. Eine durchaus vergleichbare Variabilität kommt innerhalb der Chronospezies *G. subclausum* (OPPEL) in der Transversarium-Zone (Parandieri-Subzone) des Mittel-Oxfordiums vor.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
SMNS 19363	38,5	16,5	9,2	10,3
SMNS 19360	32,2	14,1	8,2	7,5

Unterfamilie Streblitinae SPATH 1928

Gattung *Streblites* SPATH 1928

Typusart: *Ammonites tenuilobatus* OPPEL 1858.

Streblites cf. *zlatarskii* (SAPUNOV) [M]

Taf. 3, Fig. 1–2; Taf. 5, Fig. 1

? 1928 *Streblites habyensis* n. sp. – SPATH, S. 151, Taf. 8, Fig. 1.
v 1959 *Taramelliceras* cf. *franciscanum* (FONTANNES). – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 83, Fig. 53, Taf. 19, Fig. 95.
v 1959 *Taramelliceras franciscanum* (FONTANNES). – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 81, Taf. 19, Fig. 97.
v 1959 *Taramelliceras* cf. *rebouletianum* (FONT.). – BERCKHEMER & HÖLDER, Taf. 19, Fig. 93.
cf. 1979 *Taramelliceras zlatarskii* n. sp. – SAPUNOV, S. 228, Taf. 11, Fig. 4.

Material: 3 Exemplare, davon 2 aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Beschreibung (vgl. SAPUNOV 1979). – Besonders auffällig an den beiden vorliegenden Funden aus dem Nusplinger Plattenkalk ist der gegenüber anderen Ammoniten schon bei geringem Gehäusedurchmesser ungewöhnlich breite Sipho. Bei keiner anderen Gattung aus dem oberen Malm konnte in Plattenkalkerhaltung ein vergleichbarer Sipho festgestellt werden. Das Auftreten eines Siphos mit wesentlich größerem Durchmesser bei der Gattung *Streblites*, als er sonst bei Oppeliiden vorkommt, fiel bereits HÖROLDT (1964: 51) auf. Kontrolluntersuchungen bei einigen körperlich erhaltenen Stücken aus dem oberen Malm Süddeutschlands, die bisher bei der Gattung *Taramelliceras* eingeordnet waren, bestätigten diesen Befund. Neben dem breiten Sipho gibt es aber noch einige weitere Unterscheidungsmerkmale zwischen diesen Strebliten und eigentlichen Taramelliceraten.

Hervorstechend sind bei Taramelliceraten die gelegentlich in ventromarginale Knoten zusammenlaufenden Rippen, die bei Strebliten nicht vorkommen. Die Externseite ist bei Strebliten nie beknotet, bei günstiger Erhaltung aber median zugeschärft und gekielt. Daneben sind Strebliten im allgemeinen noch hochmündiger und engnabeliger als Taramelliceraten. Bei den Formen aus dem Ober-Kimmeridgium fallen besonders viele Richtungswechsel im Gehäusebau auf, so daß häufig scheinbare marginale Rippenspaltungen vorkommen. Die innere Flanke erscheint bei den Nusplinger Fundstücken ebenso wie bei körperlichen Funden aus ungefähr zeitäquivalenten Bildungen des Schwäbischen Juras nur sehr schwach berippt. Dies unterscheidet sie von der aus Kachchh beschriebenen Art *S. habyensis* SPATH, die auf der inneren Flanke einzelne weitständige Wulstrippen aufweist, sonst jedoch skulpturell und in den Gehäusedimensionen ähnlich ist. Weitere ähnliche Formen wurden aus dem Oberjura des Himalaya unter den Gattungen *Streblites* oder *Uhligites* beschrieben, wobei deren genaueres Alter bislang nicht sicher ermittelt werden konnte.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 63427	124,5	72	–	9,0	–	–
SMNS 63166	76	42	–	7,0	–	48

Unterfamilie Taramelliceratinae SPATH 1928

Gattung *Taramelliceras* DEL CAMPANA 1905

Typusart: *Ammonites trachinotus* OPPEL 1863.

Taramelliceras sp. [M]

Taf. 5, Fig. 2

v 1959 *Taramelliceras rebouletianum* (FONT.) = *„fontannesi* BERCKH.“. – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 83, Abb. 55, Taf. 19, Fig. 92.

Material: 3 Exemplare, davon 2 aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Lediglich in einer einzigen Schicht des Plattenkalk-Profils, die auch andere mediterrane Faunenelemente wie Hybonoticeraten geliefert hat, wurden 2 juvenile Taramelliceraten entdeckt, die trotz ihrer Verdrückung eine wesentlich stärkere Flankenskulptur aufweisen als es bei *Neochetoceras* der Fall ist. Eines der beiden Stücke zeigt außer den deutlichen ventromarginalen Knoten auch noch ein laterales Knötchen. In der zeitgleichen gebankten Fazies sind derartige Taramelliceraten bislang nur als größte Seltenheit bekannt geworden.

Gattung *Neochetoceras* Spath 1925

Typusart: *Ammonites steraspis* Oppel 1863.

Neochetoceras subnudatum (Fontannes) [M]

Taf. 2, Fig. 1–2

* 1879 a *Oppelia subnudata*. – Fontannes, S. 5.
1879 b *Oppelia subnudata* Fontannes. – Fontannes, S. 43, Taf. 6, Fig. 4.
? 1888 *Ammonites flexuosus*. – Quenstedt, S. 1094, Taf. 126, Fig. 13.
v 1959 *Taramelliceras* cf. *subnudatum* (Fontannes). – Berckhemer & Hölder, S. 85, Taf. 20, Fig. 105.
v non 1959 *Taramelliceras rebouletianum* (Font.). – Berckhemer & Hölder, S. 82, Abb. 82, Taf. 19, Fig. 93.
1994 *Neochetoceras* (?) *subnudatum* (Fontannes 1879). – Schlegelmilch, S. 44, Taf. 13, Fig. 6.
v 1996 *Neochetoceras* aff. *rebouletianum*. – Schweigert et al., S. 263.
v 1996 *Neochetoceras* sp. – Dietl et al., Taf. 2.

Material: 5 Exemplare, davon 2 aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Beschreibung. – Bei *N. subnudatum* handelt es sich um sehr hochmündige Oppeliiden, die auf der inneren Flanke nahezu glatt sind. Auf der äußeren Flanke sind nach vorn geneigte Sekundärrippen ausgebildet, die am Marginalrand knötchenartig verstärkt sein können. Der bei einem vollständigen Stück aus dem Nusplinger Plattenkalk in situ vorliegende Lamellaptychus läßt sich von solchen der Gattung *Taramelliceras* nicht unterscheiden und unterstreicht die enge systematische Beziehung beider Gattungen.

Vergleiche. – Bei der sichelrippigen Art *N. steraspis* (Oppel) kommen keine marginalen Knötchen vor; *N. bous* (Oppel) ist völlig glattschalig. Barthel & Schairer (1977) nahmen aufgrund von Übergangsformen eine Übereinstimmung der beiden letzteren Arten an.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 62784	112,5	?	–	?	–	(–)
SMNS 63275	50,3	28	–	6	–	(–)
SMNS 63589	26	13,5	–	3,5	–	ca.30

Gattung *Metahaploceras* Spath 1925

Typusart: *Ammonites strombecki* Oppel 1857.

Metahaploceras n. sp. [M]

Taf. 1, Fig. 3

v 1888 *Ammonites* cf. *Bous*. – Quenstedt, S. 1093, Taf. 126, Fig. 12.
v pars 1922 *Haploceras subelimatum* Font. – Berckhemer, S. 72 (Hor. IV).
v pars 1959 *Haploceras subelimatum* Fontannes. – Berckhemer & Hölder, S. 106, non Taf. 26, Fig. 134, 136.
? 1989 *Taramelliceras* cf. *subnudatum* (Fontannes). – Malinowska, Taf. 5, Fig. 5–6.
v 1996 *Metahaploceras* sp. – Schweigert et al., S. 263.

1997 *Taramelliceras* cf. or aff. *subnudatum* (FONTANNES). – KUTEK & ZEISS, Taf. 28, Fig. 1–8.

Vorkommen: Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β bis *hoelderi*-Horizont des Schwäbischen Jura.

Material: zahlreiche (> 10) Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, mehrere unvollständige Stücke aus der Liegenden Bankkalk-Formation der Schwäbischen Alb.

Da bisher neben den flachgepreßten Exemplaren aus dem Nusplinger Plattenkalk nur unvollkommen erhaltene Stücke vorliegen, wird von der Aufstellung einer neuen Art vorläufig abgesehen. Die vorliegende Art unterscheidet sich von *M. wepferi* vor allem durch die fehlenden Knötchen bei sonst ähnlichen Gehäusemaßen. Makroconche Oppeliiden aus der jüngsten Setatum-Subzone unterscheiden sich durch markante, in bestimmten Abständen die Externseite querende Streifen. *Neochetoceras acallopistum* (FONTANNES) ist großwüchsiger und wesentlich involuter. *Metahaploceras subsidens* (FONTANNES) besitzt eine deutlich wellige Skulptur auf der inneren Flanke, einen breiteren Windungsquerschnitt und vor allem einen sehr steilen Nabelabfall. Die früher mit der vorliegenden Art verglichenen Haploceraten sind weiternabelig und besitzen einen breiteren Windungsquerschnitt.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
SMNS 63224	57,5	25,8	–	11,0
SMNS 63213	61,5	30,0	–	11,5

Gattung *Lingulaticeras* ZIEGLER 1958

Typusart: *Ammonites nudatus* OPPEL 1863.

Lingulaticeras sp. [m]

v 1888 *Ammonites flexuosus hastatus*. – QUENSTEDT, S. 1093, Taf. 126, Fig. 11, non Fig. 9–10.

Beschreibung. – Die vorliegende mikroconche Art, die aufgrund der Ausbildung ihres Mundsaums zur Gattung *Lingulaticeras* gestellt werden muß, ist glattschalig und liegt bisher sowohl in der Plattenkalk-Fazies als auch in zeitäquivalenten Schichten nur in schlecht erhaltenen Stücken vor, die es nicht gestatten, gegenüber Stücken aus älteren oder jüngeren Faunenhorizonten eine morphologisch begründbare Artabgrenzung vorzunehmen. Die durchaus nicht seltene Art dürfte den mikroconchen Partner zu obigem *Metahaploceras* n. sp. darstellen und geht aus *L. nodosum* (ZIEGLER) unter völligem Verlust der Marginalknötchen auf der Wohnkammer hervor.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
SMNS	40,7	18,5	–	9,6

Lingulaticeras pseudopercevali n. sp. [m]

Taf. 2, Fig. 3–4

1888 *Ammonites flexuosus.* – QUENSTEDT, S. 1094, Taf. 126, Fig. 13. – [Nusplingen, verschollen]

1911 *Oppelia flexuosa vermicularis* QU. – WEPFER, S. 31, Taf. 2, Fig. 4. – [Verschollen]

v 1958 *Glochiceras (Paralingulaticeras) parcevali* (FONT.). – ZIEGLER, S. 150 pars, Taf. 16, Fig. 6, non Fig. 5, 7–9.

v 1959 *Glochiceras (Paralingulaticeras) parcevali* (FONT.). – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 111, Taf. 17, Fig. 79; Fig. 88.

Holotypus: Orig. zu ZIEGLER 1958, Taf. 16, Fig. 6, SMNS Inv.-Nr. 19407 (ex Coll. P. BRACHER); hier erneut abgebildet Taf. 2, Fig. 3.

Locus typicus: Tuttlingen, ehemaliger Steinbruch an der Mattsteige.

Stratum typicum: Liegende Bankkalk-Formation, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β. Die Angabe bei ZIEGLER (1958), das Stück stamme aus der Setatum-Subzone, kann nach der Gesteinsausbildung im Vergleich mit Neuaufsammlungen am locus typicus ausgeschlossen werden. Auf dem Original-Etikett war die Fundschicht nicht genauer bezeichnet.

Derivatio nominis: nach der Art *Paralingulaticeras percevali* (FONTANNES), zu der der Holotypus trotz fehlender ventromarginaler Knötchen bisher gestellt worden war.

Material: Holotypus, 1 weiteres Belegstück und 2 Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Diagnose. – Vergleichsweise großwüchsige Art der Gattung *Lingulaticeras* mit sehr dichtstehenden, stark geschwungenen Rippen auf der äußeren Flankenhälfte.

Beschreibung. – Der Holotypus dieser Art besteht aus einem kalkigen, leicht kompaktierten Steinkern von gelbbrauner Farbe mit rostbraunen Flecken. Der Mundsaum ist im Ventralbereich vollständig, dagegen sind an der Flanke die Mündungsapophysen abgebrochen. Vor der Mündung tritt keine Einschnürung oder Kapuze auf. Die Wohnkammerlänge beträgt eine halbe Windung. Der Phragmokon ist nahezu skulpturlos. Die innere Flanke der Wohnkammer ist bis auf einige schwache, prorsiradiate Rippenstiele nahezu glatt. Der kräftig entwickelte Lateralkanal setzt kurz vor Beginn der Wohnkammer ein. Die feinen, sichelförmig geschwungenen Sekundärrippen verlaufen zunächst tangential zum Lateralkanal. Sie erlöschen kurz vor Erreichen der Externseite, ohne durch Knötchen verstärkt zu sein. Die Nabelwand bildet eine leichte Kante aus.

Bemerkungen. – Eine skulpturelle Ähnlichkeit von *L. pseudopercevali* n. sp. mit Innenwindungen oder juvenilen Exemplaren von *Neochetoceras subnudatum* (FONTANNES) ist auffällig und macht eine Dimorphenbeziehung zwischen diesen beiden Arten überaus wahrscheinlich.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ar/2
Holotypus	36,5	17,7	(9,3)	8,5	48
SMNS 63079	43,5	18,0	–	11,0	(–)
SMNS 63397	41.5	19,0	–	10,0	(–)

Familie Aspidoceratidae Zittel 1895

Unterfamilie Aspidoceratinae Zittel 1895

Gattung *Aspidoceras* Waagen 1884

Typusart: *Ammonites rogoznicensis* Zejszner 1846.

Aspidoceras catalaunicum (Loriol) [M]

Taf. 4, Fig. 1–2

* 1872 *Ammonites catalaunicus* P. de Loriol. – Loriol et al., S. 44, Taf. 4, Fig. 1.
1908 *Aspidoceras bispinosum* Zieten sp. – Engel, S. 470.
v 1958 *Physodoceras* sp. – Schindewolf, Taf. 8, Fig. 1.
v 1973 *Aspidoceras* cf. *longispinum bispinosum* (Zieten). – Schairer & Yamani, S. 25, Taf. 2, Fig. 1.
1989 *Aspidoceras catalaunicum* (Loriol). – Hantzpergue, S. 343, Taf. 45, Abb. a-c. – [Mit ausführlicher Synonymie]
1994 *Aspidoceras catalaunicum*. – Schweigert & Zeiss *in*: Leinfelder et al., S. 28.
v non 1994 *Aspidoceras* sp. gr. *catalaunicum* (de Lor.). – Enay et al., S. 32, Taf. 3–4. – [= *Hybonoticeras „interlaevigatum"* Berckhemer mskr.].
v 1996 *Aspidoceras catalaunicum* (Loriol). – Schweigert et al., S. 266.

Material: Einige Fragmente und senkrecht eingebettete Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, 5 Belegstücke von anderen Lokalitäten.

Vergleiche. – Im Ober-Kimmeridgium wurden von Hantzpergue (1989) mehrere Chronospezies von bispinosen Aspidoceraten in ihrer zeitlichen Abfolge dargestellt. In Westfrankreich treten die Aspidoceraten nur in bestimmten Faunenhorizonten auf und lassen sich, bedingt durch den zeitlichen Unterschied und ein relativ reichliches Material, einigermaßen voneinander unterscheiden. Ihre Unterscheidung ist allerdings nicht einfach, zumal nur bei körperlicher Erhaltung diagnostische Merkmale wie der Windungsquerschnitt untersucht werden können, was bei Funden in Plattenkalk-Fazies naturgemäß nicht möglich ist. Auch in der Bankkalk-Fazies hat man mit einer deutlichen Kompaktion oder mit Verzerrungen zu rechnen. Im Nusplinger Plattenkalk kommen aber neben flachgedrückten Exemplaren auch solche vor, die senkrecht eingebettet sind, was durch die seitlich abstehenden Stacheln sicherlich begünstigt wurde. Solche senkrecht eingebetteten Exemplare gestatten eine durchaus objektive Beurteilung der Windungsbreite.

Der von Schneid (1914, Taf. 6, Fig. 14) abgebildete *„Aspidoceras hoplisum"* besitzt einen sehr breiten und relativ niedrigen Windungsquerschnitt, so daß man dieses Stück eher in die Nähe von *A. quercynum* stellen sollte, anstatt zu der Art *A. catalaunicum* (Loriol), wie es Hantzpergue (1989) tat. Der exakte Fundhorizont dieses fränkischen Stückes ist allerdings nicht mehr rekonstruierbar.

Das am besten vergleichbare, körperlich erhaltene Stück aus Süddeutschland stammt aus Schwammkalken des Ober-Kimmeridgiums von Sontheim/Brenz, die sich mit Zementmergel-Zwischenkalken verzahnen (vgl. Temmler 1962). Auch Stücke aus Korallenkalken der Ostalb, die sich nach begleitenden Ammonitenfunden meist dem *zio-wepferi*-Horizont β der Ulmense-Subzone zuordnen lassen (vgl. Abb. 2), sind aufgrund ihrer Knotenstellung sehr gut mit Exemplaren aus dem Nusplinger Plattenkalk vergleichbar.

Wie bei Physodoceraten sind Belegstücke dieser Art aus dem Nusplinger Plattenkalk öfters senkrecht eingebettet, wobei dann der Laevaptychus meistens noch in situ liegt (vgl. Schindewolf 1958).

Ein wichtiges Merkmal der Gattung *Aspidoceras* ist die Knotenstellung der beiden Knotenreihen. Im Gegensatz zu Vertretern der Gattung *Physodoceras* ist bei *Aspidoceras* die umbilikale Knotenreihe nicht zum Nabel hin orientiert, sondern vom Gehäuse weg nach außen gerichtet. Außerdem sind bei *Aspidoceras* beide Knotenreihen bis in das Adultstadium vorhanden, während die laterale Knotenreihe bei *Physodoceras* nur sporadisch durch vereinzelte Knoten angedeutet ist oder auch ganz fehlen kann. Physodoceraten besitzen im Adultstadium höchstens noch umbilikale Knoten. Bei der unten beschriebenen, besonders großwüchsigen Art *P. nattheimense* n. sp. setzt die äußere Knotenreihe immer wieder aus, doch wird das glatte Stadium erst relativ spät erreicht. Bei körperlicher Erhaltung kann man feststellen, daß Vertreter der Gattung *Physodoceras* im Ober-Kimmeridgium breitmündiger sind als solche von gleichaltrigen Vertretern von *Aspidoceras*. Dies äußert sich auch in den Längen/Breitenverhältnissen der jeweils zugehörigen Laevaptychen.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ki/2	Ka/2
SMNS 63625	81,3	29,5	(26)	28,2	8	9

Unterfamilie Physodoceratinae SCHINDEWOLF 1925

Gattung *Physodoceras* HYATT 1900

Typusart: *Ammonites circumspinosum* OPPEL 1857.

Physodoceras nattheimense nom. nov.

pro *Ammonites inflatus siliceus* QUENSTEDT nom. praeocc. [M]

Taf. 5, Fig. 1–4

aff. 1863 *Ammonites episus* OPP. – OPPEL, S. 222, Taf. 60, Fig. 1.
v 1888 *Ammonites inflatus siliceus*. – QUENSTEDT, S. 1078, Taf. 125, Fig. 10–11.
v 1888 *Ammonites inflatus*. – QUENSTEDT, S. 1099, Taf. 126, Fig. 17–18.
v 1958 *Physodoceras* sp. – SCHINDEWOLF, Taf. 8, Fig. 5–6, non Fig. 1.

Holotypus: Orig. zu QUENSTEDT 1888, Taf. 126, Fig. 17, aufbewahrt am GPIT. Hier erneut abgebildet auf Taf. 5, Fig. 1.

Locus typicus: Nattheim bei Heidenheim a. d. Brenz, östliche Schwäbische Alb, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Korallenkalk von Nattheim, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β.

Derivatio nominis: Nach dem Vorkommen im Korallenkalk von Nattheim.

Material: Zahlreiche (>20) Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, weitere aus Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb; 1 Stück von der Torleite bei Dollnstein (Fränkische Alb).

Bemerkung. – Der Artname *Ammonites inflatus siliceus* QUENSTEDT 1888 ist durch *Ammonites inflatus* (REINECKE) *in*: ZIETEN 1830 sowie *Ammonites planulatus silicenis* QUENSTEDT 1857 präokkupiert und wird deswegen hier nun ersetzt.

Diagnose. – Relativ großwüchsige, evolute Art der Gattung *Physodoceras* mit lang anhaltender marginaler Knotenreihe.

Beschreibung. – Der leicht seitlich verdrückte Holotypus besteht aus einem gelbbraun gefärbten Quarz-Steinkern. Die innersten Windungen sind teilweise herausgebrochen. Auf der äußeren Windung ist die Spurlinie der Wohnkammer zu erkennen, die von QUENSTEDT eigenartigerweise als Bruchkante fehlgedeutet wurde. Der Windungsquerschnitt ist gerundet quadratisch. Die steil abfallende Nabelwand ist abgerundet. Die Umbilikalknoten sind zum Nabel hin gerichtet und bilden eine dichte Reihe, wogegen die senkrecht von der Flanke abstehenden Marginalknoten schon auf den inneren Windungen weitständiger als die Umbilikalknoten sind und spätestens auf der Wohnkammer, zuweilen aber auch schon wesentlich früher, aussetzen. Die Externseite weist feine Anwachstreifen auf.

Ein stark verdrücktes, ausgewachsenes Exemplar von *P. nattheimense* n. sp. aus dem Nusplinger Plattenkalk besitzt einen Durchmesser von fast 13 cm. Die Wohnkammer ist bei dieser Größe unbestachelt. Damit gehört die Art zu den großwüchsigsten in dieser Gattung.

Vergleiche. – *Physodoceras nattheimense* n. sp. ist im Nusplinger Plattenkalk und zeitäquivalenten Schichten Südwestdeutschlands wesentlich häufiger als die leicht verwechselbare Aspidoceraten-Art *A. catalaunicum* (LORIOL), die sich u.a. durch eine abweichende Stellung der inneren Knotenreihe unterscheidet (vgl. S. 15). Bei stratigraphisch jüngeren *Physodoceras*-Arten wie *P. eligmoptychum* (FONTANNES), *P. episum* (OPPEL) oder *P. episoides* (FONTANNES) ist die Knotenskulptur weiter reduziert; eine äußere Knotenreihe tritt höchstens in den innersten Stadien auf.

Bemerkungen. – Der ursprünglich in Stuttgart aufbewahrte Holotypus von *Ammonites episus* OPPEL ist nicht mehr auffindbar. Einer Etikettennotiz BERCKHEMERS zufolge wurde das Stück im 2. Weltkrieg zerstört. BERCKHEMER glaubte auch, sich noch daran erinnern zu können, daß das Stück nicht, wie von QUENSTEDT (1888) angegeben wurde, von Söflingen bei Ulm stammte, sondern aus Einsingen. Dort waren damals die Hangende Bankkalke des Unter-Tithoniums mit reicher Muschelfauna in einem Steinbruch erschlossen (vgl. SCHWEIGERT 1996). BUCK (1958, unpubl.) schlug einen Neotypus vor, der aus dem *rebouletianum*-Horizont der Ulmense-Subzone von Fridingen/Donau stammt, also geringfügig älter ist als der verschollene Holotypus von *Ammonites episus*. Die *Physodoceras*-Art aus dem *rebouletianum*-Horizont stimmt aber völlig mit *Physodoceras eligmoptychum* (FONTANNES) überein. *P. eligmoptychum* stellt offensichtlich den makroconchen Partner von *Sutneria bracheri* BERCKHEMER aus demselben stratigraphischen Niveau dar. Im Nusplinger Plattenkalk und deren Äquivalenten tritt die typische *S. bracheri* mit ihren charakteristischen Rippenwülsten auf der Flankenmitte noch nicht auf, statt deren jedoch eine Form, die sich noch enger an die im allgemeinen kleinere und sehr feinberippte *S. rebholzi* anschließt.

Der Holotypus der von CHECA (1985: 186) aufgestellten Art *Schaireria neumayri* soll aus Schichten der Beckeri-Zone stammen. Die Gattung *Schaireria* stellt ein jüngeres Synonym von *Physodoceras* dar und ist daher wieder einzuziehen (SCHWEIGERT 1997). Für die Art *neumayri* gibt CHECA eine stratigraphische Reichweite von der Compsum-Zone bis zur Verruciferum-Zone an. Angesichts der raschen Veränderungen bei den Mikroconchen und auch bei gut erhaltenen Makroconchen erscheint eine solch enorme stratigraphische Reichweite dieser Art unrealistisch. Aufgrund des ähnlichen stratum typicum wäre es immerhin möglich, daß die Art *P. neumayri* mit *Physodoceras nattheimense* n. sp. übereinstimmt, doch läßt sich dies aufgrund der sehr schlechten Erhaltung der Ammoniten aus mediterranen Knollenkalken nicht ohne weiteres verifizieren. Bei reiner Steinkernerhaltung kann es durchaus vorkommen, daß Hohlstacheln nicht erhalten bleiben bzw. am Negativ haften bleiben und dann scheinbar nicht überliefert sind.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ki/2	Ka/2
Holotypus	70,2	(30,5)	30,0	19	7	3
SMNS 63468	129	49	–	37	?	–
SMNS 63278	69,0	23,5	–	~17	?	4–5
SMNS 63429	82,0	–	45,0	–	?	?

Gattung *Sutneria* Zittel 1884

Typusart: *Nautilus platynotus* Reinecke 1818.

Sutneria cf. *rebholzi* Berckhemer 1922 [m]

Taf. 5, Fig. 5–8

v non 1863 *Ammonites aporus* Opp. – Oppel, S. 258, Taf. 73, Fig. 1–2.
v non 1888 *Ammonites flexuosus hastatus.* – Quenstedt, S. 1094, Taf. 126, Fig. 9–11.
1908 *Haploceras aporum.* – Engel, S. 470.
cf.1922 *Sutneria Rebholzi* n. sp. – Berckhemer, S. 75, Taf. 1, Fig. 9–10.
v cf. 1959 *Sutneria rebholzi* Berckhemer. – Berckhemer & Hölder, S. 62, Taf. 12, Fig. 61.
cf. 1971 *Sutneria rebholzi* Berckhemer. – Callomon & Cope, Taf. 9, Fig. 2–4.
v non 1992 *Sutneria rebholzi* Berckhemer, 1922. – Finkel, S. 248, Abb. 35, 37, 40, 42 [= *Sutneria* cf. *cyclodorsata*].
1994 *Sutneria rebholzi* Berckh. – Geyssant, S. 248, 251.
cf. 1994 *Sutneria (Sutneria) rebholzi* Berckhemer 1922. – Schlegelmilch, S. 113, Taf. 59, Fig. 7.
v 1996 *Sutneria rebholzi* (Berckhemer). – Schweigert et al., S. 263.

Material: Zahlreiche Belege (>20) aus dem Nusplinger Plattenkalk, weitere Vergleichsstücke aus Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb.

Bemerkungen. – Funde von *Sutneria* cf. *rebholzi* haben wohl bereits Quenstedt aus dem Nusplinger Plattenkalk vorgelegen und wurden mit Oppels *Ammonites aporus* verglichen. Das nach den Tafelerläuterungen aus Nusplingen stammende Exemplar (Quenstedt 1888, Taf. 126, Fig. 10) stammt sowohl nach der Lithologie des Gesteins als auch nach den Angaben des Originaletiketts eindeutig aus dem Solnhofener Plattenkalk und ist als Topotypus tatsächlich mit *Ammonites aporus* Oppel artlich identisch, wie es Ziegler (1972) mittels Vermessungen nachzuweisen versuchte. Die falsche Fundortangabe beruht offenbar auf einer Fehlinterpretation desjenigen, der die Tafelerläuterungen zum Quenstedtschen Text zusammengestellt hat. Quenstedt gab lediglich an, er „kenne so etwas auch aus Nusplingen“.

Einige Funde von *S.* cf. *rebholzi* aus dem Nusplinger Plattenkalk besitzen noch ihren Aptychus in situ, ebenso wie es bei Solnhofener Fundstücken von *Sutneria apora* (Oppel) der Fall ist (Beispiele in Ziegler 1972). Häufiger noch liegt dieser Aptychus unmittelbar neben der Mündung, so daß auch in solchen Fällen eine Zusammengehörigkeit höchstwahrscheinlich ist. Die Feinmorphologie dieser Aptychen zeigt, daß es sich nicht um sogenannte „Laevilamellaptychen“ handelt, wie von Ziegler (1972) angenommen wurde, der sich auf Trauth (1936) berief, sondern eindeutig um kleine Laevaptychen. Laevilamellaptychen treten dagegen erst in der Kreidezeit auf, wo sie Lehmann (1995) anhand von in-situ-Funden bei der Gattung *Sanmartinoceras* auf die kretazische Ammonitenordnung Haplocoratacea beziehen konnte. Der etwas verdickte Marginalrand der Laevaptychen von *Sutneria* ist durch Poren gekennzeichnet. Gelegentlich ist dies präparationsbedingt nicht mehr klar zu erkennen, weswegen wohl OPPEL diese Poren auch übersah („*aporus*“ = ohne Poren), obwohl er seinen *Ammonites aporus* trotz des Vorhandenseins eines Mündungsohrs als Jugendform eines Aspidoceraten ansah und damit der systematischen Stellung von *Sutneria* bereits auf der Spur war. Durch den Besitz eines Laevaptychus ist nun ein eindeutiger Beweis erbracht, daß die Gattung *Sutneria* nicht zu den Perisphinctiden gehört, sondern in die Aspidoceraten-Verwandtschaft (vgl. SCHWEIGERT 1997).

BERCKHEMER & HÖLDER schlugen für die Art *S. rebholzi* einen Neotypus vor (1959, Taf. 12, Fig. 61). Die Aufstellung eines Neotypus wurde erforderlich, da die gesamte Syntypenserie, die BERCKHEMERS Bearbeitung (1922) zugrunde gelegen hatte, im 2. Weltkrieg zerstört worden war. Die Angabe der Subeumela-Zone als angeblicher Fundschicht des Neotypus von *S. rebholzi* gab inzwischen manchen Anlaß zu Verwirrung und für potentielle Fehlkorrelationen (vgl. CALLOMON & COPE 1971). Am angegebenen Fundort bei Hülben liegen Obere Felsenkalke und Liegende Bankkalke aufgrund einer Verwerfung unmittelbar nebeneinander. Nach der Lithologie des anhaftenden Gesteins zu urteilen, stammt der vorgeschlagene Neotypus ohne Zweifel aus dem dortigen *zio-wepferi*-Horizont β der Ulmense-Subzone, und nicht aus der Subeumela-Subzone, aus der solche feinrippigen Sutnerien im Schwäbischen Jura nicht bekannt sind.

In Yorkshire wird die Basis der dortigen *autissiodorensis*-Zone des Ober-Kimmeridgiums unter anderem durch das Einsetzen von *Sutneria rebholzi* gekennzeichnet (GEYSSANT 1994). Verglichen mit feinstratigraphischen Daten aus Westfrankreich (HANTZPERGUE 1989) dürfte sich in Yorkshire im Kimmeridge Clay eine Schichtlücke an der Basis der dortigen *autissiodorensis*-Zone befinden. Die chronostratigraphische Grenze zwischen der Eudoxus- und der Autissiodorensis-Zone dürfte in der submediterranen Gliederung etwa im Grenzbereich Subeumela/Setatum-Subzone zu suchen sein (vgl. SCHWEIGERT et al. 1996).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
SMNS 63081	18,3	8,2	–	4,0

Unterfamilie Hybonoticeratinae DONOVAN, CALLOMON & HOWARTH 1981

Gattung *Hybonoticeras* BREISTROFFER 1947

Typusart: *Ammonites hybonotus* OPPEL 1863.

Hybonoticeras cf. *extraspinatum* BERCKHEMER & HÖLDER [M]

Taf. 6, Fig. 3–4

v 1996 *Hybonoticeras* sp. trans. between *H. extraspinatum – H. interlaevigatum*. – SCHWEIGERT et al., S. 363, Fig. 5b-c. – [Mit Synonymie]

Material: 3 Exemplare, davon 1 aus dem Nusplinger Plattenkalk.

Beschreibung. – Vgl. SCHWEIGERT et al. 1996: 363. Das einzige Belegstück aus dem Nusplinger Plattenkalk entspricht in Größe und Skulptur exakt dem körperlich erhaltenen, bereits von BERCKHEMER (1922) beschriebenen Fridinger Exemplar. Auffällig ist die grobe Skulptur der Innenwindung. Gegenüber Hybonoticeraten der *hybonotum*-Gruppe weisen die Rippen häufig einen fibulaten Verlauf auf, indem sie zwischen korrespondierenden Stachelpaaren Schlaufen bilden. Auf der Wohnkammer rückt die innere Knotenreihe hoch auf die Flanken. Neben den knotentragenden Rippen sind zahlreiche weitere, unbewehrte Rippen zwischengeschaltet.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	K/2
SMNS 19427	38,5	13	7	14,5	10
SMNS 63470	39,0	14	–	15	8

Hybonoticeras harpephorum crassicostatum OLÓRIZ [M]

Taf. 6, Fig. 5

* 1978 *Hybonoticeras harpephorum crassicostatum* n. sp. – OLÓRIZ, S. 350, Taf. 31, Fig. 2–3.
v 1996 *Hybonoticeras harpephorum crassicostatum* OLÓRIZ. – SCHWEIGERT et al., S. 366. – [Mit Synonymie]

Material: 1 Exemplar.

Beschreibung. – Bislang liegt aus dem Schwäbischen Jura nur ein einziges Exemplar in Gestalt eines Wohnkammerbruchstücks vor. Dieses zeigt kräftige recticostate Rippen ohne Bedornung, wie sie für diese Art typisch sind. Die Ausbildung der Externseite bei dem Fragment ist, bedingt durch die seitliche Einbettungslage, unbekannt.

Bemerkung. – Die Art *H. harpephorum crassicostatum* besitzt erhebliche Bedeutung für das Erkennen der höheren Beckeri-Zone in tethyalen Ablagerungen.

Gattung *Hybonotella* BERCKHEMER & HÖLDER 1959

Typusart: *Ammonites mundulus* OPPEL 1865.

Hybonotella cf. *striatula* BERCKHEMER & HÖLDER [m]

v cf. 1959 *Hybonoticeras mundulum striatulum* n. subsp. – BERCKHEMER & HÖLDER, S. 36, Taf. 6, Fig. 31, ? Taf. 5, Fig. 20–21.
v cf. 1994 *Hybonoticeras mundulum striatulum* BERCKHEMER & HÖLDER 1959. – SCHLEGELMILCH, S. 132, Taf. 73, Fig. 5 [nicht Holotypus der Art, wie dort angegeben!].

Material: 3 Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, etwa 5 Exemplare aus Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb.

Obwohl auch das größte der vorliegenden, sehr schlecht erhaltenen Belegexemplare nicht bis zum Mundsaum erhalten ist, dürfte es sich aufgrund der geringen Involution der Wohnkammer um mikroconche Hybonoticeraten handeln. Für solche ist der von BERCKHEMER & HÖLDER (1959) informell vorgeschlagene Gattungsname *Hybonotella* verfügbar, den ZEISS (1968) und OLÓRIZ (1978) wieder aufgriffen. Ein wesentlich besser erhaltenes Exemplar, das mit einem Nusplinger Stück vergleichbar ist, stammt aus den Zementmergeln von Allmendingen bei Schelklingen. Im Gegensatz zum Holotypus von *Hybonotella mundula striatula* (BERCKHEMER & HÖLDER 1959, Taf. 5, Fig. 20) scheinen bei den vorliegenden Stücken die lang abstehenden Stacheln zu fehlen. Diese treten allerdings erst in einem adulten Stadium auf und könnten durchaus auch abgebrochen sein. Die radiate Rippenskulptur erscheint flach und verwaschen.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ar/2
Holotypus	24,5	8,5	–	10,8	~14
SMNS 63650	23,5	8,2	–	9,5	?

Überfamilie Perisphinctaceae STEINMANN 1890

Familie Ataxioceratidae BUCKMAN 1916

Unterfamilie Lithacoceratinae ZEISS 1968

Gattung *Lithacoceras* HYATT 1900

Typusart: *Ammonites ulmensis* OPPEL 1858.

Lithacoceras ulmense (OPPEL) [M]

Abb. 3

v * 1858 *Ammonites Ulmensis*. – OPPEL, S. 205.
v 1863 *Ammonites Ulmensis*. – OPPEL, S. 201, Taf. 74, Fig. 1, non Fig. 2.
v 1998 *Lithacoceras ulmense* (OPPEL). – SCHWEIGERT & ZEISS, Abb. 2–3. – [Dort ausführliche Synonymie]

Lectotypus: Orig. zu OPPEL 1863, Taf. 74, Fig. 1, vgl. SCHWEIGERT & ZEISS 1998.
Material: Zahlreiche Exemplare (>30) aus dem Nusplinger Plattenkalk, weitere Belege aus Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb.

Beschreibung. – Vgl. SCHWEIGERT & ZEISS 1998.

Bemerkungen. – *L. ulmense* besitzt sein stratum typicum im *hoelderi*-Horizont der Ulmense-Subzone. Da der *hoelderi*-Horizont bisher im Fränkischen Jura nicht nachgewiesen werden konnte, verwundert auch das Fehlen dieser Art in fränkischen Ablagerungen nicht. Nennungen beruhen auf Verwechslungen mit tithonischen Formen; der Grund für solche Verwechslungen ist bereits durch OPPEL (1863) selbst gelegt worden, indem er seine ursprüngliche Syntypenserie um Stücke aus dem Solnhofener Raum erweiterte. Die Art *L. ulmense* gehört im Nusplinger Plattenkalk zu den häufigsten makroconchen Perisphinctiden. Ausgewachsene Exemplare sind jedoch relativ selten.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
Lectotypus	129	44	–	49,5	16	82
	99	37,5	–	35,2	33	86
SMNS 63315	318	87	–	154	12	15–16
SMNS 63344	310	95	–	136	–	–
SMNS 63289	81	32,8	–	22,8	46	92

Gleichzeitig mit *Lithacoceras ulmense* und dessen dimorphem Partner *Silicisphinctes hoelderi* kommt im mittleren Abschnitt der Ulmense-Subzone ein weiteres Dimorphenpaar vor, das sich von ersterem durch eine deutlich weiterständige Berippung auf den Innenwindungen gut unterscheiden läßt.

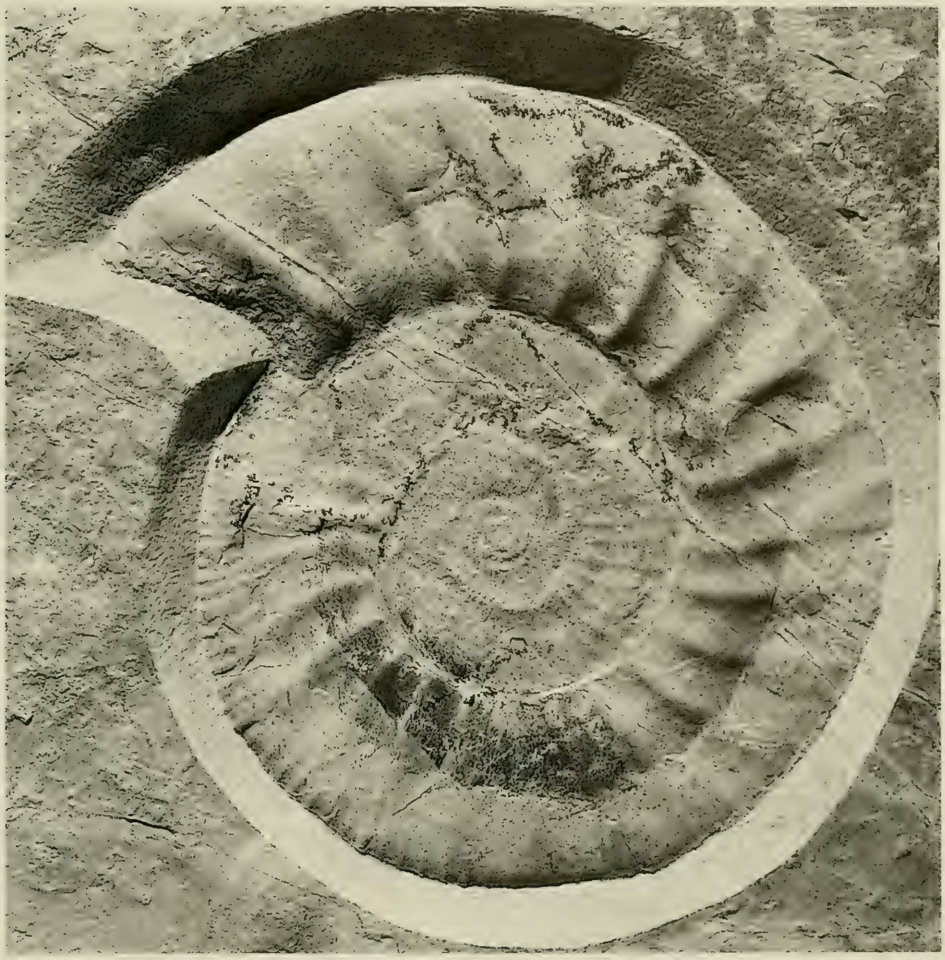


Abb. 3. *Lithacoceras ulmense* (Oppel). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht DB 4. Grabung Museum 1994, SMNS Inv.-Nr. 63315. – Maximaler Durchmesser 31,8 cm.

Lithacoceras fasciferum (Neumayr)

Taf. 7, Fig. 1; Taf. 8, Fig. 1

*1873 *Perisphinctes fasciferus* nov. sp. – Neumayr, S. 183, Taf. 39, Fig. 1.
non 1857 *Ammonites polyplocus*. – Quenstedt, Taf. 75, Fig. 5.
? 1908 *Perisphinctes Rüppellianus* Qu. sp. – Engel, S. 470.
v non 1959 *Perisphinctes (Lithacoceras) ulmensis* (Oppel) forma *fascifera* (Neumayr). – Berckhemer & Hölder, S. 54 pars, Taf. 11, Fig. 52–53 [= *Lithacoceras hillebrandti* Schweigert & Zeiss 1998].
v 1959 *Perisphinctes (Lithacoceras)* cf. *pubescens* (Schneid). – Berckhemer & Hölder, S. 57, Taf. 11, Fig. 55, non Fig. 54 [= *Silicisphinctes russi* n. sp.].

Lectotypus: Orig. zu Neumayr 1873, Taf. 39, Fig. 1; designiert hierin.

Material: Etwa 10 Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, wenige Belegstücke aus Zementmergeln der östlichen Schwäbischen Alb.

Beschreibung. – *L. fasciferum* besitzt auf den Innenwindungen ein relativ grobes, auffällig unregelmäßig skulpturiertes Stadium, das dem des mikroconchen Partners *Silicisphinctes russi* n. sp. (s.u.) entspricht. Die Neigung der Rippen ist zwar generell prorsiradiat, doch finden sehr häufig Richtungswechsel in der Windungsspirale statt, wobei es zu scheinbar sehr tief aufspaltenden Rippen und sogar zu fibulaten Schlaufenbildungen kommen kann. Daran schließt sich ein Stadium mit engständigen polygyraten, stark prorsiradiat geneigten Rippen an, bei dem die umbilikalen Rippenstiele leicht verdickt sind. Das polygyrate Stadium führt allmählich zu fascipartiten Rippenbündeln, die auf der Flanke abgeschwächt erscheinen, bis schließlich die Wohnkammer bis auf umbilikale Rippenanschwellungen völlig glatt wird. Im polygyraten Stadium ist leicht eine Verwechslung mit der Gattung *Euvirgalithacoceras* möglich, bei der die Rippen selbst jedoch in der Regel noch breiter erscheinen und tiefer aufspalten. *Euvirgalithacoceras* ist außerdem hochmündiger, besitzt meistens kräftigere Einschnürungen und läßt das glatt werdende Stadium der Flankenskulptur mit umbilikal verstärkten Rippenstielen vermissen.

Bemerkungen. – Der Fundhorizont von *Perisphinctes fasciferus* aus dem Oberjura von Gyilkos-kö in den rumänischen Karpaten ist nicht genau bekannt. Von Berckhemer & Hölder (1959) wurde die Art zunächst als Varietät, nach Wiederauffinden des Oppelschen Lectotypus als Synonym zu *Lithacoceras ulmense* (Oppel) aufgefaßt. Bei den von Berckhemer & Hölder (1959) als „*fasciferus*“ interpretierten Stücken handelt es sich tatsächlich immerhin um eine Vorläuferform von *Lithacoceras ulmense*, die aus dem *zio-wepferi*-Horizont stammt und von Schweigert & Zeiss (1998) als *L. hillebrandti* beschrieben wurde. Sie unterscheidet sich von *Lithacoceras fasciferum* vor allem durch die auch im Adultstadium vorhandenen umbilikalen Anschwellungen der Rippenstiele und ein generell grobrippiges Adultstadium. Eigentümlicherweise ist *L. fasciferum* im Nusplinger Plattenkalk wesentlich seltener als *L. ulmense*, ganz im Gegensatz zu den korrespondierenden Mikroconchen.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 63490	90,0	31	–	30	21	72
SMNS 63168	250	~76	–	~115	–	–
dito	218	~68	–	~74,5	–	~105

Lithacoceras aff. *onukii* Takahashi

Taf. 8, Fig. 1; Taf. 11, Fig. 1

aff. 1969 *Lithacoceras onukii* Takahashi, n. sp. – Takahashi, S. 78f., Taf. 13, Fig. 2, 4; Taf. 14, Fig. 4.
v 1973 *Lithacoceras* aff. *ulmense* (Oppel). – Schairer & Yamani, S. 21, Taf. 2, Fig. 4.
v ? 1973 *Lithacoceras* aff. *ulmense* (Oppel). – Schairer & Yamani, S. 22, Taf. 2, Fig. 2.

Material: 7 meist fragmentarische Belegstücke.
Vorkommen: *Zio-wepferi*-Horizont β von Nusplingen (Großer Kirchbühl, Westerberg-Steige), Grabenstetten, Großmehring bei Ingolstadt.

Beschreibung. – Die vorliegende Art zeichnet sich auf inneren Windungen durch eine äußerst feinrippige, prorsiradiate Skulptur mit in weitem Abstand auftretenden, markanten Einschnürungen aus. Die ebenfalls prorsiradiaten Einschnürungen werden jeweils von einer verbreiterten Einzelrippe gefolgt. Im darauffolgenden, fascipartiten Skulpturstadium wird die Flanke nahezu glatt. Die Rippenstiele sind etwas verdickt. Auch hier kommen ab und zu noch Einschnürungen wie auf den Innenwindungen vor. Die Skulptur des Adultstadiums ist bisher nicht sicher bekannt. Nach Fragmenten und dem schlecht erhaltenen Exemplar von der Westerberg-Steige zu urteilen, bleibt auf der Externseite bis zum Mundsaum eine schwache Rippenskulptur erhalten, während die Flanke glatt bleibt.

Vergleiche. – Die aus dem japanischen Oberjura beschriebene Art *L. onukii* TAKAHASHI ist vermutlich weiternabelig als die vorliegende Art. Aufgrund der starken tektonischen Verzerrung des Holotypus ist dieser Unterschied jedoch schwer zu beurteilen. Gegenüber *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) ist die Berippung der Innenwindungen noch dichter. Letztere Art dürfte eine jüngere Chronospezies aus derselben Entwicklungslinie darstellen. Im mittleren Skulpturstadium besteht eine Verwechslungsgefahr mit einer noch unbeschriebenen weiteren *Lithacoceras*-Art aus der Ulmense-Subzone, bei der die Rippen der Innenwindungen etwas weniger dicht stehen und insbesondere leicht geschwungen sind. Letztere wurde von SCHAIRER & YAMANI (1973, Abb. 2) als „*Usseliceras* aff. *franconicum* ZEISS“ bezeichnet. Die geschwungenen Rippen deuten auf eine Dimorphenbeziehung zu der gleichzeitig auftretenden mikroconchen Art *Silicisphinctes oxypleurus* (HERBICH) hin (vgl. S. 27).

Bemerkungen. – Aufgrund des gemeinsamen Auftretens steht wohl außer Zweifel, daß es sich bei der vorliegenden Art um den makroconchen Partner der unten beschriebenen, extrem engrippigen mikroconchen Art *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. handelt.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 63620	~93	43	–	28	~45	116
SMNS 63623	~93	41	(19,5)	25	33	112

Gattung *Silicisphinctes* SCHWEIGERT & ZEISS 1998

Typusart: *Subplanitoides hoelderi* SAPUNOV 1979.

Silicisphinctes hoelderi (SAPUNOV) [m]

Taf. 9, Fig. 3; Taf. 10, Fig. 2

v 1959 *Perisphinctes siliceus* (QUENSTEDT). – BERCKHEMER & HÖLDER, Taf. 14, Fig. 69–70.
v non 1959 *Perisphinctes siliceus* (QUENSTEDT). – HÖLDER & ZIEGLER, S. 187, Taf. 17, Fig. 2.
v * 1979 *Subplanitoides hoelderi* n. sp. – SAPUNOV, S. 233.
v 1998 *Silicisphinctes hoelderi* (SAPUNOV). – SCHWEIGERT & ZEISS, Abb. 5a.

Material: Etwa 40 Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, weitere aus Liegenden Bankkalken und Zementmergeln der Schwäbischen Alb.

Beschreibung. – Vgl. SCHWEIGERT & ZEISS 1998.

Bemerkungen. – Die Indexart des *hoelderi*-Horizonts kennzeichnet zusammen mit der im folgenden beschriebenen Art *Silicisphinctes russi* n. sp. die Fauna des Nusplinger Plattenkalks in besonderem Maße. Aufgrund der übereinstimmenden Skulptur auf den Innenwindungen von *Lithacoceras ulmense* (OPPEL) kann angenommen werden, daß *S. hoelderi* der mikroconche Partner von *L. ulmense* ist.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
Holotypus	90,3	32	–	32,5	59	100
SMNS 63228	106,8	35	–	50,5	46	96
SMNS 63215	64,5	26,5	–	22,2	34	72
SMNS 62866	96,0	31,5	–	32,0	49	116

Silicisphinctes russi n. sp. [m]

Taf. 7, Fig. 2–3, Taf. 8, Fig. 2–4; Taf. 9, Fig. 4

1888 Planulat. – Quenstedt, S. 1091, Taf. 126, Fig. 5. – [Stück verschollen]
1908 *Perisphinctes Lorioli* Zitt. – Engel, S. 470.
? 1931 *Perisphinctes hennigi* Berckhemer. – Roll, S. 64, 66. – [Nomen nudum]
v 1959 *Perisphinctes* n. sp. (= *hennigi* Berckhemer mscr.). – Gwinner, S. 41.
1959 *Perisphinctes* cf. *siliceus* (Quenstedt). – Berckhemer & Hölder, S. 44.
v 1959 *Perisphinctes (Lithacoceras)* cf. *pubescens* (Schneid). – Berckhemer & Hölder, S. 56, Taf. 11, Fig. 54.
? 1959 *Perisphinctes hennigi* Berckhemer. – Berckhemer & Hölder, S. 58.
v ? 1959 Perisphinctidae gen. et sp. indet. C. – Berckhemer & Hölder, S. 61, Taf. 6, Fig. 30.
v 1980 *Lithacoceras* (?) *Subplanites* (?) *irregulare* n. sp. – Ohmert & Zeiss, S. 33 f. pars.
non 1989 *Subplanites irregulare* Ohmert & Zeiss. – Malinowska, S. 20, Taf. 2, Fig. 2.
v 1998 *Silicisphinctes* n. sp. – Schweigert & Zeiss, im Druck.

Holotypus: Orig. zu Taf. 8, Fig. 2, GPIT Inv.-Nr. Ce 1101/43 (ex Coll. H. Medinger).
Locus typicus: Neresheim, beim ehemaligen Bahnhof.
Stratum typicum: Zwischenkalke der Zementmergel-Formation, Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont.
Derivatio nominis: Nach dem verdienten ehrenamtlichen Mitarbeiter des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, Burkhardt Russ aus Nusplingen.
Material: Mehr als 80 Exemplare aus dem Nusplinger Plattenkalk, ca. 10 Exemplare von anderen Lokalitäten der Schwäbischen Alb.

Diagnose. – Mikroconcher Perisphinctide mit Skulptur aus relativ weitständigen, auffällig starren, prorsiradiaten, biplicaten Rippen und vereinzelten Einfachrippen. Keine Skulpturwechsel im Verlauf der Ontogenese. Zahlreiche Richtungswechsel der Skulpturorientierung, dadurch Verschmelzen aufeinanderfolgender Rippen zu scheinbar fibulaten oder polygyraten Einheiten.

Beschreibung. – Der Holotypus besteht aus einem halbkörperlichen Steinkern aus gelbgrauem mikritischem Kalk. Die Innenwindungen sind stark verdrückt; die Mündung ist nicht erhalten. Lobenlinien sind nicht erkennbar. Bei Beginn der letzten Windung ausgeprägte, prorsiradiate Einschnürung. Weitere Wachstumsunterbrechungen auf der Wohnkammer äußern sich nicht so deutlich. Im letzten Drittel der Wohnkammer leichte Verdickung der Rippen, während der Rippenabstand kontinuierlich zunimmt. Der Rippenspaltpunkt sitzt verhältnismäßig tief, etwa auf der Flankenmitte.

Differentialdiagnose. – Die sehr ähnliche Art *Silicisphinctes irregulare* (Ohmert & Zeiss) besitzt ein sehr engrippiges Anfangsstadium. Beim Holotypus dieser Art sind pathologische Erscheinungen durch Schalenverletzungen nicht auszuschließen. Das stratum typicum von *S. irregulare* wurde von Ohmert & Zeiss (1980) mit basalen Hangenden Bankkalken (Unter-Tithonium) angegeben. Am angegebenen Fundort, dem Weiler Ederstetten bei Liptingen (Blatt 8019 Neuhausen ob Eck, Schreiner 1979) stehen bereits höhere Abschnitte der Hangenden Bankkalk-Formation an. Eine vergleichbar unregelmäßige Berippung kommt auch bei manchen Vertretern der subborealen Gattungen *Propectinatites*, *Sarmatisphinctes* und *Ilowaiskya* vor, die sich jedoch durch eine abweichende Skulpturentwicklung und im Falle von *Propectinatites* durch einen mit einem Horn versehenen Mundsaum unterscheiden lassen. Eine ähnlich starre Skulptur wie *Silicisphinctes russi* n. sp. besitzt auch die von Zeiss (1968, Taf. 6, Fig. 2) aus den Tagmersheimer Bankkalken des höheren Unter-Tithoniums aufgrund eines einzigen Stücks beschriebene Art *Subplanitoides altegyratum subschaschkovae*. Bei letzterer sind jedoch die Innenwindungen regelmäßig skulpturiert und deutlich evoluter. Möglicherweise kommt dort der starre Berippungscharakter durch eine leichte Verzerrung bei schräger Einbettungslage zustande.

Bemerkung. – Die Rippen von *S. russi* n. sp. sind selbst bei verdrückten Exemplaren des Nusplinger Plattenkalks im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der gleichzeitig vorkommenden mikroconchen Art *S. hoelderi* (Sapunov) auffällig scharf, was sich besonders im Streiflicht bemerkbar macht und eine problemlose Unterscheidung ermöglicht.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
Holotypus	51,3	19,0	–	25,0	21	40
SMNS 63393	83,0	29,5	–	34,0	30	67
SMNS 63465	73,5	25,8	–	29,0	30–31	61
SMNS 63234	68,0	26,3	–	21,5	28	59
SMNS 63231	63,0	26,0	–	19,0	28–29	60
SMNS 63214	60,5	21	–	23,2	27–28	52
SMNS 62864	59,5	22,3	–	23,2	27	51
SMNS 63230	59,0	21,2	–	24	29–30	60
SMNS 63229	50	20,0	–	15,0	22	44
SMNS 63425	43	13	–	15	20	41
IGPS S 1204	42,3	16,5	–	13,5	17	37
SMNS 63424	35,5	13	–	13	20	41

Silicisphinctes oxypleurus (Herbich)
Taf. 9, Fig. 2

* 1873 *Perisphinctes oxypleurus* nov. sp. – Herbich, S. 164, Taf. 9, Fig. 1.
v ? 1973 cf. *Usseliceras* (*Subplanitoides*). – Schairer & Yamani, S. 24 f., Taf. 2, Fig. 3.

Vorkommen: Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont, Schwerpunkt in β. Korallenkalk von Nattheim und Zähringen, Nusplinger Plattenkalk vom „Großen Kirchbühl", Liegende Bankkalke von Lenningen-Krebsstein, Tuttlingen (Mattsteige), Kolbingen,? Diceras-Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt.
Material: Etwa 10 Belegstücke.

Beschreibung. – *S. oxypleurus* (Herbich) besitzt schlanke, vorwiegend biplicate Rippen und gelegentlich zusätzlich zwischengeschaltete Einzelrippen. Die Rippen sind leicht geschwungen. Sie besitzen auf der inneren Flanke zunächst einen prorsiradiaten Verlauf. Ab dem Spaltpunkt knapp über der Flankenmitte ist der Verlauf radiat. Selten sind Einschnürungen vorhanden.

Vergleiche. – Die Art *S. oxypleurus* ist der Art *S. siliceus* (Quenstedt) sehr ähnlich. Letztere ist jedoch etwas dichter berippt und zeichnet sich durch häufigere Richtungswechsel in der Skulpturorientierung aus, so daß polygyrate Rippeneinheiten entstehen können. Bei beiden Arten besitzen die Rippen einen leicht s-förmigen Schwung. Sie können dadurch von *S. russi* n. sp. mit seiner starreren und unregelmäßigeren Skulptur der Innenwindungen leicht unterschieden werden. Die Rippen sind bei *S. oxypleurus* verhältnismäßig weitständig, aber gleichmäßig im Abstand zueinander. Bei *S. paraboliferus* (BERCKHEMER & HÖLDER) kommen auf der Wohnkammer kurz vor der Mündung gelegentlich grobe, polygyrate Rippeneinheiten vor. Letztere Art besitzt generell breitere Rippen als die Art *S. oxypleurus*.

Bemerkungen. – Das stratum typicum von *S. oxypleurus* in den rumänischen Karpathen ist nicht genau bekannt. HERBICH (1873) gab allerdings ausdrücklich an, daß das Stück aus den jüngsten von ihm beprobten ammonitenführenden Schichten stamme. Eine Zuordnung zur Ulmense-Subzone wird durch die Funde aus dem Schwäbischen Jura gestützt. Zugehörige Makroconche sind aus dem wenigen vorliegenden Material des *zio-wepferi*-Horizonts β im Nusplinger Plattenkalk bisher nicht gefunden worden. Unvollständige Stücke liegen jedoch aus den höheren Abschnitten der Liegenden Bankkalke von Engen (Stbr. am „Eck") sowie aus dem Korallenkalk von Nattheim vor.

Die Arten *S. siliceus*, *S. oxypleurus* und *S. russi* n. sp. stellen wahrscheinlich verschiedene Chronospecies einer Entwicklungslinie dar, als deren makroconche Partner die Lithacoceraten der *fasciferum*-Gruppe anzusehen sind.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 63622	53	18,5	–	18,3	28	53
SMNS 63633	45,5	17,5	14,3	16,5	35	58

Silicisphinctes keratinitiformis n. sp.

Taf. 10, Fig. 1; Taf. 11, Fig. 2–5

pars v 1959 *Perisphinctes siliceus* (QUENSTEDT). – BERCKHEMER & HÖLDER, Taf. 16, Fig. 73; non Taf. 14, Fig. 69–70 [= *S. hoelderi*].
non 1989 *Usseliceras* sp. sp. – MALINOWSKA, S. 22, Taf. 3, Fig. 1–6 [= *Pseudovirgatites* sp.].
non 1989 *Usseliceras siliceum* (QUENSTEDT). – MALINOWSKA, S. 23, Taf. 4, Fig. 2 [= *Pseudovirgatites* sp.].
v 1996 *Lithacoceras (Pseudodiscosphinctes) „keratinitiforme"* [mskr.]. – SCHWEIGERT, S. 302, Taf. 1, Fig. 2.

Holotypus: Orig. zu Taf. 11, Fig. 2, aufbewahrt im SMNS, Inv.-Nr. 62645.

Locus typicus: Herrlingen-Lautern, Blaubeurener Alb (Baden-Württemberg, SW-Deutschland).

Stratum typicum: Zwischenkalke der Zementmergel-Formation. Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β.

Derivatio nominis: nach der bemerkenswerten Homöomorphie mit Vertretern der untertithonischen Ammonitengattung *Parakeratinites* ZEISS 1968.

Material: Holotypus, 3 weitere Exemplare aus höheren Liegenden Bankkalken oder Zementmergeln der mittleren und östlichen Schwäbischen Alb, 4 Belege aus basalem Nusplinger Plattenkalk vom „Großen Kirchbühl".

Diagnose. – Art der mikroconchen Gattung *Silicisphinctes* mit sehr hoher Rippendichte im letzten Skulpturstadium der Wohnkammer.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um einen etwas kompaktierten, nahezu vollständigen Steinkern in einem biodetritischen, scherbig aufgewitterten, gelblichen Kalkstein. Die Mündung fehlt; die innersten Windungen sind schlecht erhalten. Die Skulptur besteht aus biplikaten und einfachen, prorsiradiaten Rippen. Vor der Mündung schwingen die Rippen auf der Flankenmitte etwas vor. Die etwa einen Umgang umfassende Wohnkammer weist 6 markante, ebenfalls prorsiradiate Einschnürungen auf. Nach jeder Einschnürung folgt eine verbreiterte Einfachrippe. Zusätzliche Richtungswechsel der Skulptur führen zu einer häufigen Verschmelzung aufeinanderfolgender Rippeneinheiten, dadurch kommt es auf der Wohnkammer zu einer extremen Verdichtung der Rippen.

Bemerkungen. – Bei einem Exemplar aus dem Nusplinger Plattenkalk vom „Großen Kirchbühl" ist ein zugehöriger Praestriaptychus erhalten, der sich nicht signifikant von denen anderer Vertreter der Gattung *Silicisphinctes* unterscheiden läßt.

Vergleiche. – Eine mit der Art *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. vergleichbar dichte Berippung zeigen auch die von Ilovaisky & Florensky (1941, Taf. 9, Fig. 20–22) abgebildeten Ammoniten aus dem Oberjura der Russischen Tafel, die diese Autoren zur *Ilovaiskya sokolovi*-Gruppe gestellt hatten. Wie bei *S. keratinitiformis* n. sp. handelt es sich auch dort um eine mikroconche Art, die an ihrer löffelartigen Mündungsapophyse als solche kenntlich wird. Im Unterschied zu *S. keratinitiformis* n. sp. tritt bei den russischen Formen die extrem dichte Berippung nicht im Adultstadium, sondern in einem mittleren Skulpturstadium auf und wird auf der Wohnkammer durch gröbere, vorwiegend biplikate Rippen abgelöst. Die stratigraphische Stellung dieser Formen aus dem Unteren Volgium der Russischen Plattform in Bezug zur Standardchronologie ist im Moment noch nicht exakt geklärt. Da bei den Mikroconchen der Gattung *Ilovaiskya* angeblich keine Mündungsapophysen vorkommen sollen (Kutek & Zeiss 1997: 178), ist eine engere Beziehung dieser Stücke zur Gattung *Silicisphinctes* nicht völlig auszuschließen. Im Gegensatz dazu gehören einige sehr engrippige, von Malinowska (1989) aus Bohrungen in Zentralpolen beschriebene Perisphinctiden zur Gattung *Pseudovirgatites* (vgl. Kutek & Zeiss 1997, Taf. 38, Fig. 1 u. Taf. 39, Fig. 3) und besitzen im Anschluß an das engrippige Stadium eine von *Silicisphinctes* völlig abweichende Skulptur.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
Holotypus	~68	~26	–	20,5	~45	92
SMNS 62645	58	22	–	22	51	107
SMNS 63627	31	12,3	8,5	8,8	~29	43

Gattung *Subplanites* Spath 1925

Typusart: *Virgatosphinctes reisi* Schneid 1914.

Subplanites sp. [m]

Taf. 12, Fig. 1–2

Bisher liegen lediglich 2 Exemplare einer Form der Gattung *Subplanites* aus dem Nusplinger Plattenkalk vor. Die Art unterscheidet sich von den meisten Arten der Gattung *Silicisphinctes* durch ihre gröberen, breiten Rippen und die bei größeren Vertretern regelmäßig auftretenden, tiefspaltenden polygyraten Rippeneinheiten. Gegenüber der ebenfalls relativ grobrippigen Art *Silicisphinctes russi* n. sp. weisen die Innenwindungen von Subplaniten praktisch keine Unregelmäßigkeiten auf. Verglichen mit Arten aus dem Unter-Tithonium wie *S. rueppellianum* (QUENSTEDT) oder *S. reisi* (SCHNEID) ist die vorliegende Form auffällig kleinwüchsig.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Ir/2	Ar/2
SMNS 63361	73,5	26	–	28	25	47
SMNS 63649	89,5	30	–	36	26	ca.58

5.4 Weitere Ammonitenarten des *hoelderi*-Horizonts

Trotz der umfangreichen Ammonitenfunde anläßlich der planmäßigen Grabungen im Nusplinger Plattenkalk muß im *hoelderi*-Horizont mit dem Auftreten von weiteren Arten gerechnet werden, die andernorts als große Seltenheiten in diesem stratigraphischen Niveau gefunden wurden. Von sehr seltenen Arten fehlen teilweise noch die korrespondierenden dimorphen Partner (vgl. Tab. 1).

Coryceras sp.

Die Gattung *Coryceras* zeichnet sich gegenüber ähnlichen Mikroconchen durch den Besitz von langgestreckten ventralen Höckerchen aus, die diesen Ammoniten ein zahnradähnliches Aussehen verleihen. Sie werden als mikroconcher Partner der Gattung *Streblites* angesehen (SCHWEIGERT & CALLOMON 1997). In höheren Abschnitten der Zementmergel unterhalb des Hattingen-Trümmerkalks fand sich bei Immendingen-Hattingen zusammen mit *Silicisphinctes russi* n. sp. ein Ammonit (Coll. A. SCHERZINGER, Hattingen), der tatsächlich die geforderten Merkmale besitzt und so das postulierte Vorkommen unterstreicht. Das mäßig erhaltene Stück besitzt keinen Wohnkammerknick und ist außerdem wesentlich größer als die bekannte Art *Coryceras dentatum* (REINECKE) aus dem Unter-Kimmeridgium.

Tab. 1. Dimorphenbeziehungen bei Ammonitengattungen aus dem Nusplinger Plattenkalk und deren Aptychen. In Klammern: Nachweis aus dem Nusplinger Plattenkalk fehlt bislang, ist aber aus anderen Juravorkommen bekannt

Makroconch [M]	Mikroconch [m]	Aptychus
Streblites	(*Coryceras*)	unbekannt
Granulochetoceras	(unbenannt)	unbekannt
Ochetoceras	*Glochiceras*	unbekannt
Taramelliceras	*Lingulaticeras*	(Lamellaptychus)
Metahaploceras	*Lingulaticeras*	Lamellaptychus
Neochetoceras	*Lingulaticeras*	Lamellaptychus
Aspidoceras	–	Laevaptychus
Physodoceras	*Sutneria*	Laevaptychus
Hybonoticeras	*Hybonotella*	(Laevaptychus)
Lithacoceras	*Silicisphinctes*	Praestriaptychus
(Euvirgalithacoceras)	*Subplanites*	(Granulaptychus)

Gravesia lafauriana Hantzpergue

Von dieser Art liegen bisher lediglich 2 Belegstücke aus dem Schwäbischen Jura vor (Schweigert 1993b). Während sich das aus verschwammten Zementmergel-Zwischenkalken bei Sontheim/Brenz stammende Stück bereits mit Sicherheit der Ulmense-Zone zuordnen läßt, ist ein von A. Roll gefundenes Stück aus dem Eisenbahneinschnitt von Gammertingen noch genauer horizontiert und stammt nach der Begleitfauna aus dem dortigen *hoelderi*-Horizont.

Im Nusplinger Plattenkalk liegt außerdem der Einzelfund eines hochrechteckigen, dünnschaligen Aptychen vor, der keiner der oben beschriebenen Ammonitenarten sicher zugerechnet werden kann. Da die Umrißform der Aptychen meistens wenigstens ungefähr mit dem Windungsquerschnitt der zugehörigen Ammonitenart übereinstimmt, kommt nur eine schlanke, hochmündige Ammonitenform in Betracht. Nicht auszuschließen wäre eine Zugehörigkeit zu den Gattungen *Streblites* oder *Ochetoceras*, von denen bisher noch keine Exemplare mit in-situ befindlichen Aptychen bekannt geworden sind (vgl. Höroldt 1964). Die Form stimmt allerdings auch recht gut mit dem Mündungsquerschnitt von Aulacostephanen überein, die in diesem stratigraphischen Niveau theoretisch ebenfalls noch vorkommen müssen, da sowohl geringfügig ältere Aulacostephanen aus dem *zio-wepferi*-Horizont β als auch solche aus dem jüngeren *reboületianum*-Horizont bekannt geworden sind (Schweigert & Scherzinger 1997).

Die Ammonitenfauna des *zio-wepferi*-Horizonts β konnte in der obigen, auf die bisher vorliegenden Funde aus dem Nusplinger Plattenkalk des „Großen Kirchbühl“ bezogenen Beschreibung ebenfalls nicht erschöpfend behandelt werden. Ergänzende Untersuchungen dieses stratigraphischen Bereichs sind in Zusammenarbeit mit A. Zeiss (Erlangen) und G. Schairer (München) vorgesehen.

Insbesondere die Ammonitenfauna des *hoelderi*-Horizonts, aber auch diejenige des *zio-wepferi*-Horizonts β, besitzt in ihrer artlichen Zusammensetzung einen ausgesprochen submediterranen Charakter, während boreale Einflüsse praktisch fehlen. Endemische Faunenelemente sind nicht vorhanden. Ein Nichtnachweis gewisser Arten in benachbarten submediterranen Regionen beruht ohne Zweifel nur auf der noch geringen Kenntnis dieses Zeitabschnitts. Im Vergleich der beiden aufeinanderfolgenden Horizonte miteinander scheint die Ammonitenfauna des *zio-wepferi*-Horizonts β eine etwas höhere Diversität aufzuweisen, was auf einen besseren Faunenaustausch zwischen den benachbarten Bioprovinzen zurückzuführen sein dürfte.

6. Altersstellung und Korrelation der Nusplinger Ammonitenfauna

Durch das Auftreten von *Lithacoceras ulmense* (Oppel) und verwandter Formen kann die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks in die Ulmense-Subzone des Ober-Kimmeridgiums eingeordnet werden. Die Ulmense-Subzone kann biostratigraphisch in 3–4 Faunenhorizonte untergliedert werden. Dabei gehört der unterste Profilabschnitt des Nusplinger Plattenkalks in der Westerberg-Wanne sowie am „Großen Kirchbühl“ noch in den *zio-wepferi*-Horizont β, was besonders durch die charakteristischen, äußerst engberippten mikroconchen Perisphinctiden der Art

Silicisphinctes keratinitiformis n. sp. unterstrichen wird. Der restliche Profilabschnitt des Nusplinger Plattenkalks, abgesehen von den überlagernden Riff- und Riffschuttgesteinen, führt hingegen die typische Ammonitenfauna des *hoelderi*-Faunenhorizonts. Beide Faunenhorizonte können in der gebankten Fazies des oberen Weißjuras ebenfalls nachgewiesen werden. Je nach lokaler Gliederung befinden sich diese Horizonte in den Liegenden Bankkalken oder in tieferen Abschnitten der Zementmergel-Formation. An der Straße von Urach nach Grabenstetten (Mittlere Schwäbische Alb, vgl. BERCKHEMER & HÖLDER 1959) ist die Ulmense-Subzone in einem nahezu durchgehenden Straßenprofil aufgeschlossen. Die Fauna des *hoelderi*-Horizonts ist dort in den Kalkbänken enthalten, die von einem jungtertiären Vulkanit („Basaltgang") durchschlagen werden. Einige Meter höher im Profil läßt sich entlang eines von der Straße abzweigenden Fahrwegs bereits der *rebouletianum*-Horizont nachweisen.

Gleichaltrig mit dem *zio-wepferi*-Horizont β erwiesen sich auch die bekannten Korallenkalke von Nattheim auf der Ostalb, die ebenso wie der Brenztaltrümmeroolith (vgl. GEYER 1953) aufgrund der früheren Fehlkorrelation mit dem Solnhofener Plattenkalk auch bereits als untertithonisch angesehen worden sind. Im Gebiet der Oberen Donau läßt sich gelegentlich die Ulmense-Subzone auch in Massenkalk-Fazies nachweisen, so etwa im Steinbruch südlich Buchheim (GWINNER & HAFNER 1995: 70), in dem in tieferen Abschnitten die Indexart *Silicisphinctes hoelderi* nachgewiesen werden konnte, wobei dort auch noch jüngere Faunenhorizonte repräsentiert sind. Im Unterlager des fossilleeren Kolbinger Plattenkalks konnte im Profil eines ehemaligen Steinbruchs („Erddeponie Kolbingen") beim „Steigeleloch" der *zio-wepferi*-Horizont β nachgewiesen werden, so daß der Kolbinger Plattenkalk mit dem höheren Abschnitt des Nusplinger Plattenkalks ungefähr altersgleich sein dürfte.

Im Fränkischen Jura sind Äquivalente der Ulmense-Subzone bisher kaum bekannt und dann meist außerordentlich geringmächtig entwickelt. So findet sich im oft zitierten Referenzprofil der Torleite bei Dollnstein (ZEISS 1964) die Ammonitenfauna des *zio-wepferi*-Horizont β bereits in der 2. Kalkbank über der sogenannten „Roten Lage", die lange fälschlicherweise als Basis des Tithoniums angesehen wurde. Der im Schwäbischen Jura so leicht kenntliche und weit verbreitete *zio-wepferi* Horizont α ist im Profil der Torleite überhaupt nicht nachweisbar. In Wirklichkeit korreliert die „Rote Lage" lediglich mit der Grenze zwischen der Setatum- und der Ulmense-Subzone bzw. mit der lithologischen Grenze zwischen dem Weißjura epsilon und zeta im Schwäbischen Jura. Eine Ammonitenfauna der Ulmense-Subzone verbirgt sich auch in den von SCHAIRER & YAMANI (1973) beschriebenen Funden aus dem Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt. Unter diesen sind vorwiegend Formen aus dem *zio-wepferi*-Horizont β vertreten, darunter die besonders charakteristischen, äußerst engrippigen Perisphinctiden (*Lithacoceras* aff. *onukii*, *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp.). Eindeutige Hinweise auf den *hoelderi*-Horizont liegen von dort bisher nicht vor. Eine Bearbeitung neuer Ammonitenfunde aus dem Dolomit von Großmehring ist in Vorbereitung (SCHAIRER, ZEISS & SCHWEIGERT).

Im Jura der Ardèche sind detaillierte Aufsammlungen aus der Ulmense-Subzone zwar vorhanden, aber bislang noch nicht publiziert worden (mündl. Mitt. F. ATROPS, Lyon). Der von SAPUNOV (1979) in die Synonymie der Art *Subplanitoides hoelderi* einbezogene Perisphinctide aus HÖLDER & ZIEGLER (1959) gehört nicht zu dieser Art und stammt bereits aus Schichten untertithonischen Alters, was durch die Begleitfauna (u.a. *Hybonoticeras hybonotum*, *Paralingulaticeras lithographicum*, *Fontannesiella prolithographica*) unterstrichen wird. Dieselben mikroconchen Perisphinctiden treten auch in den untertithonischen Plattenkalken von Daiting (Südliche Frankenalb) auf, die einen Faunenhorizont der Moernsheimensis-Subzone enthalten.

In Polen ist aus Bohrungen im dortigen Unteren Volgium eine Ammonitenabfolge bekannt geworden, die Ochetoceraten und andere submediterrane Einwanderer enthält (Malinowska 1989; Kutek & Zeiss 1997). Die ursprünglich von Malinowska (1989) mit submediterranen Arten identifizierten Perisphinctiden müssen jedoch nach Kutek & Zeiss (1997: 176) anders interpretiert werden.

Der Jura Westfrankreichs einschließlich des Pariser Beckens kann nur mit Hilfe der Ammonitengattungen *Gravesia*, *Tolvericeras* sowie seltenen Aulacostephanen aus der eigentlichen subborealen Faunenprovinz mit benachbarten Regionen wie dem Schwäbischen Jura verglichen werden. Das außerordentlich seltene Auftreten von *Gravesia lafauriana* im *hoelderi*-Faunenhorizont (Nachweise von Gammertingen und Sontheim/Brenz, vgl. Schweigert 1993b) sowie die Nachweise von *Aulacostephanus jasonoides* im *zio-wepferi*-Horizont von Engen sowie von *A. autissiodorensis* aus dem Randengebiet, von Buchheim und von Worndorf (Schweigert & Scherzinger 1997) bestätigt immerhin eine partielle Korrelation der Ulmense-Subzone mit der subborealen Autissiodorensis-Zone.

Zeitliche Äquivalente der Ulmense-Subzone lassen sich mit Hilfe der mediterranen Hybonoticeraten-Abfolge weit über die submediterrane Faunenprovinz hinweg korrelieren, so zum Beispiel nach Mexiko oder nach Ostafrika (Schweigert et al. 1996). Die Lithacoceraten ermöglichen hingegen Korrelationen nach Kanada und möglicherweise auch nach Japan (Schweigert & Zeiss 1998).

7. Literatur

Aldinger, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., Abt. B, **1930**: 257–267, 6 Abb.; Stuttgart.

Atrops, F. & Meléndez, G. (1984): Kimmeridgian and Tithonian from the Calanda-Berge area (Iberian Chain, Spain). – *In*: Zeiss, A. & Michelsen, O. (Hrsg.): Int. Sympos. Jurass. Stratigr. 1984. 377–392, 2 Abb.; Kopenhagen.

Barthel, K. W. & Schairer, G. (1977): Die Cephalopoden des Korallenkalks aus dem Oberen Jura von Laisacker bei Neuburg a. d. Donau. II. *Glochiceras, Taramelliceras, Neochetoceras* (Ammonoidea). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **17**: 103–113, 2 Taf., 2 Abb.; München.

Berckhemer, F. (1922): Beschreibung wenig bekannter und neuer Ammonitenformen aus dem oberen Weißen Jura Württembergs. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **78**: 68–79, 1 Taf.; Stuttgart.

– (1929): Exkursion nach der Lochen und nach Nusplingen. – Paläont. Z., **11**: 191–192; Berlin.

Berckhemer, F. & Hölder, H. (1959): Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. – Beih. geol. Jb., **35**: 1–135, 27 Taf., 89 Abb.; Hannover.

Buck, W. (1958): Die Gattung *Aspidoceras* im europäischen, insbesondere im süddeutschen Malm. – Inaurural-Diss. Univ. Tübingen, 142 S., 8+3 Taf., 27 Abb., 18 Tab.; Tübingen. – [Mskr.]

Callomon, J. H. & Cope, J. C. W. (1971): The stratigraphy and ammonite succession of the Oxford and Kimmeridge Clays in the Warlingham Borehole. – Bull. Geol. Surv. Great Brit., **36**: 147–176, 7 Taf., 1 Abb., 5 Tab.; London.

Cecca, F. & Santantonio, M. (1988): Kimmeridgian and Early Tithonian ammonite assemblages in the Umbria-Marches-Sabine Apennines (Central Italy). – *In*: Rocha, R. B. & Soares, A. P. (Hrsg.): 2nd. Int. Sympos. Jurass. Stratigr., **2**: 525–542, 1 Abb., 1 Tab.; Lisboa.

Checa, A. (1985): Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, fam. Aspidoceratidae, subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae). – Tesis doctorales Univ. Granada, **136**, XVII+413 S., 42 Taf.; Granada.

Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M. (1998, im Druck): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**: 1-37, 3 Taf., 14 Abb.; Stuttgart.

Eberhard, C. & Geyer, M. (1997): Zur Stratigraphie und Verbreitung der Liegenden Bankkalke südwestlich Westerheim (Schwäbische Alb). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **79**: 79–89, 3 Abb.; Stuttgart.

Engel, Th. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. 3. Aufl. XXXI+645 S., 6 Taf., 265 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

Fezer, R. & Geyer, O. F. (1984): Der Oberjura von Calanda im nordöstlichen Keltiberikum (Provinz Teruel, Spanien). I. Stratigraphie. – Arb. Inst. Geol. Paläont. Univ. Stuttgart, N. F., **84**: 207–237, 7 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

Finkel, R. (1992): Eine Ammonitenfauna aus dem Kimmeridgium des nordöstlichen Keltiberikums (Spanien). – Profil, **3**: 227–297, 84 Abb.; Stuttgart.

Fischer, H. (1922): Neues zur Malmstratigraphie. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **78**: L-LIV; Stuttgart.

Gebert, H. (1964): Die Geologie des Blattes Meßstetten (Nr. 7819) 1:25000 (Schwäbische Alb). – Arb. Geol. Paläont. Inst. TH Stuttgart, N.F., **45**: 1–93, 7 Abb., 6 Taf., 2 Tab.; Stuttgart.

Geyer, O. F. (1953): Die Fauna der oolithischen Trümmerkalke des oberen Malm in Württemberg und ihre Beziehungen zur korallogenen Fazies des Tithon. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1953**: 130–140, 2 Tab.; Stuttgart.

– (1960): Über *Oxydiscites* Dacqué . Ein Beitrag zur Kenntnis der Ochetoceratinae (Cephal. jurass.). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1960**: 417- 425, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

Geyssant, J. R. (1994): Colonisation par des ammonites méridionales des mers subboréales kimméridgiennes du Yorkshire (Angleterre). – Geobios, Mém. spéc., **17**: 245–254, 2 Abb.; Lyon.

Gwinner, M. P. (1959): Die Geologie des Blattes Urach (Nr. 7522) 1:25000 (Schwäbische Alb). – Arb. Geol.-Paläont. Inst. T. H. Stuttgart, N. F., **24**: 1–126, 7 Taf., 7 Abb.; Stuttgart.

– (1961): Subaquatische Gleitungen und resedimentäre Breccien im Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dtsch. geol. Ges., **113**: 571–590, 4 Taf., 6 Abb.; Hannover.

Gwinner, M. P. & Hafner, G. (1995): Geol. Kt. 125000 Baden-Württemberg, Erl. Blatt 7919 Mühlheim a. d. Donau. 139 S., 17 Abb., 3 Tab., 4 Beil.; Freiburg i. Br.

Hantzpergue, P. (1989): Les Ammonites Kimméridgiennes du haut-fond d' Europe occidentale. Biochronologie, Systematique, Évolution, Paléobiogéographie. – Cahiers de Paléontologie. 428 S., 45 Taf., 141 Abb.; Paris.

Herbich, F. (1878): Das Széklerland mit Berücksichtigung der angrenzenden Landestheile, geologisch und palaeontologisch beschrieben. – Mitt. Jb. kgl. Ungar. geol. Anst., **5**: 19–363, 32 Taf., 1 Kt.; Budapest 1878.

Hölder, H. (1961): Über den *Ammonites ulmensis* Oppel. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. N.F., **43**: 113–117, 1 Taf.; Stuttgart.

– (1964): Jura. – Handbuch der Stratigraphischen Geologie, **4**, XV + 603 S., 158 Abb., 43 Tab.; Stuttgart (Enke).

Hölder, H. & Ziegler, B. (1959): Stratigraphische und faunistische Beziehungen im Weißen Jura (Kimmeridgien) zwischen Süddeutschland und Ardèche. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **108**: 150–214, 6 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

Höroldt, U. (1964): Morphologie und Systematik der weißjurassischen Ammoniten-Gattungen *Streblites* und *Ochetoceras* unter besonderer Berücksichtigung des Hohlkiels. – Inaug.-Diss. Univ. Tübingen, 105 S., 6 Taf., 35 Abb.; Tübingen (Selbstverlag).

Ilovaisky, D. I. & Florensky, K. P. (1941): Les ammonites du Jura supérieur des bassins des rivières Oural et Ilek. – Contr. conn. Géol. URSS, N. S., 1(5): 1–195, 28 Taf., 22 Abb.; Moscou. – [Russisch]

Kutek, J, & Zeiss, A. (1997): The highest Kimmeridgian and Lower Volgian in Central Poland; their ammonites and biostratigraphy. – Acta geol. Polonica, **47**: 107–198, 42 Taf., 7 Abb.; Warszawa.

Lehmann, J. (1995): Ontogenie des dimorphen Ammoniten *Sanmartinoceras trautscholdi* (Sinzow) aus dem Oberapt Westfalens. – 65. Jahrestagung Paläont. Ges., Hildesheim, 25.–30. Sept. 1995. Abstracts und Poster. – Terra Nostra, **1995/4**: 68; Bonn & Hildesheim.

Loriol, P. de, Royer, E. & Tombeck, H. (1872): Monographie des étages supérieurs de la formation jurassique de la Haute-Marne. – Mém. Soc. Linn. Normandie, **16**: 1–484, 26 Taf.; Caen & Paris.

Malinowska, L. (1989): Biostratigraphy and Paleozoogeography of the Lowermost Tithonian in the Extracarpathian Poland. – Bull. Pol. Acad. Sci, Earth Sci., **37**: 1–25, 5 Taf., 5 Abb., 2 Tab.; Warszawa.

Meischner, K. D. (1964): Allodapische Kalke, Turbidite in riffnahen Sedimentations-Becken. – *In*: Bouma, A.H. & Brouwer, A. (Hrsg.): Turbidites. – Developments in Sedimentology, **3**: 156–191, 5 Abb., 3 Taf., 1 Tab; Amsterdam.

Neumayr, M. (1873): Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. – Abh. k.-k. geol. Reichsanstalt, **5**: 141–257, 13 Taf.; Wien.

Olóriz, F. (1978): Kimmeridgiano-Tithonico inferior en el sector central de las Cordilleras Beticas (Zona Subbetica). Paleontologia, Bioestratigrafia. – Tesis doctorales Univ. Granada, **184**, 758 S., 57 Taf.; Granada.

Ohmert, W. & Zeiss, A. (1980): Ammoniten aus den Hangenden Bankkalken (Unter-Tithon) der Schwäbischen Alb. – Abh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **9**: 5–50, 14 Taf., 3 Abb.; Freiburg i. Br.

Oppel, A. (1858): Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **14**: 129–291; Stuttgart.

– (1862–1863): III. Über jurassische Cephalopoden. – Palaeontologische Mitteilungen, **1**: 127–262, 35 Taf.; Stuttgart.

Quenstedt, F. A. (1843): Das Flözgebirge Würtembergs. Mit besonderer Rücksicht auf den Jura. 558 S.; Tübingen (Laupp).

– (1856–57): Der Jura. 842 S., 45 Abb., 100 Taf.; Tübingen (Laupp).

– (1887–88): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **3**. Der Weiße Jura. S. 817–1140, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Roll, A. (1931): Die Stratigraphie des Oberen Malm im Lauchertgebiet (Schwäbische Alb) als Unterlage für tektonische Untersuchungen. – Abh. Preuß. geol. Landesanst., N. F., **135**: 1–164, 20 Abb., 7 Taf.; Berlin.

Sapunov, I. G. (1979): Les Fossiles de Bulgarie III. 3. Jurassique Supérieur, Ammonoidea. 263 S., 15 Abb., 59 Taf.; Sofia (Acad. Bulg. Sci). – [Bulgarisch]

Schairer, G. & Yamani, S.-A. (1973): Ammoniten aus dem Dolomit von Großmehring bei Ingolstadt (Untertithon, Südliche Frankenalb, Bayern). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **13**: 19–29, 1 Taf., 2 Abb.; München.

Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. VII + 297 S., 73 Taf.; Stuttgart, Jena & New York (Fischer).

Schneid, Th. (1914–15): Geologie der fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. D. – Geognost. Jh., **27**: 59–170, 9 Taf.; München.

Schreiner, A. (1961): Über den Weißen Jura im Hegau. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **5**: 243–277, 2 Taf., 3 Abb.; Freiburg i. Br.

– (1979): Geol. Karte Baden-Württemberg 1:25000, Erläuterungen zu Bl. 8019 Neuhausen ob Eck. 86 S., 4 Taf., 6 Abb., 3 Beil.; Stuttgart.

Schweigert, G. (1993): Die Ammonitengattungen *Gravesia* Salfeld und *Tolvericeras* Hantzpergue und ihre Bedeutung für den Grenzbereich Oberkimmeridgium/Untertithonium im Schwäbischen Jura. – Geol. Bl. NO-Bayern, **43**: 167–186, 1 Abb., 3 Taf.; Erlangen. – [1993a]

– (1993): Subboreale Faunenelemente (Ammonoidea) im Oberen Weißjura (Oberkimmeridgium) der Schwäbischen Alb. – Profil, **5**: 141–155, 8 Abb., 1 Tab.; Stuttgart. – [1993b]

– (1996): Die Hangende Bankkalk-Formation im schwäbischen Oberjura. – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N.F., **78**: 281–308, 3 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

– (1997): Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* Spath und *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **246**: 1–29, 2 Abb., 5 Taf., 2 Tab.; Stuttgart.

Schweigert, G., Krishna, J., Pandey, B. & Pathak, D. B. (1996): A new approach to the correlation of the Upper Kimmeridgian Beckeri Zone across the Tethyan sea. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **202**: 345–373, 6 Abb.; Stuttgart.

Schweigert, G. & Scherzinger, A. (1997): Ein *Aulacostephanus autissiodorensis* (Cotteau) aus der Wirbelberg-Formation (Beckeri-Zone, Ober-Kimmeridgium) des Randen (Schweiz, Kt. Schaffhausen). – Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver., N. F., **79**: 45–52, 1 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

Schweigert, G. & Zeiss, A. (1994): Ammonite biostratigraphy of the Upper Kimmeridgian to Tithonian of southern Germany. – *In*: Leinfelder, R. R. (Hrsg.): The Origin of Jurassic Reefs: Current Research Developments and Results. – Facies, **31**: 27–28, 1 Abb.; Erlangen.

– & – (1998, im Druck): *Lithacoceras ulmense* (Oppel)(Ammonitina) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 6 Abb.; Stuttgart.

Schweizer, V. (1994), unter Mitarbeit von Franz, M., Müller, S. & Münzing, K.: Geol. Karte 1:25000 Baden-Württemberg, Erläuterungen zu Bl. 7918 Meßstetten. 112 S., 10 Abb., 7 Tab., 1 Beil.; Freiburg & Stuttgart (Landesvermessungsamt Baden-Württemberg).

Seilacher, A., Andalib, F., Dietl, G. & Gocht, H. (1976): Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **152**: 307–356, 20 Abb.; Stuttgart.

Takahashi, H. (1969): Stratigraphy and Ammonite Fauna of the Jurassic System of the Southern Kitakami Massif, Northeast Honshu, Japan. – Sci. Rep. Tohoku Univ., 2nd ser. (Geol.), **41/1**: 1–93, 19 Taf., 10 Abb., 6 Tab.; Sendai.

Temmler, H. (1962): Die Geologie des Blatts Sontheim an der Brenz (Nr. 7427) 1:25000. – Arb. geol.-paläont. Inst. TH Stuttgart, N.F., **33**: 1–107, 3 Taf., 12 Abb.; Stuttgart.

– (1964): Über die Schiefer- und Plattenkalke des Weißen Jura der Schwäbischen Alb. – Arb. geol.-paläont. Inst. TH Stuttgart, N.F., **43**: 1–106, 18 Abb., 24 Taf., 2 Tab.; Stuttgart.

– (1966): Über die Nusplinger Fazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Z. Dtsch. geol. Ges., **116**: 891–907, 4 Abb., 5 Taf., 2 Tab.; Hannover.

Wepfer, E. (1911): Die Gattung *Oppelia* im Schwäbischen Jura. – Palaeontographica, **59**: 1–67, 3 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

Zeiss, A. (1964): Geologie des Malm auf Gradabteilungsblatt Dollnstein (Südliche Frankenalb). – Erlanger geol. Abh., **55**: 1–43, 2 Taf., 6 Abb.; Erlangen.

– (1968): Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F., **132**: 1–190, 27 Taf., 17 Abb, 6 Tab.; München.

– (1992): Ein neuer Ammonitenfund aus den Solnhofener Plattenkalken. – Archaeopteryx, **10**: 19–23, 1 Abb.; Eichstätt.

– (1994): Neue Ammonitenfunde aus dem oberen Malm Süddeutschlands. – Abh. geol. B.-A., **50**: 509–528, 5 Abb., 4 Taf., Wien.

Zeiss, A., Schweigert, G. & Scherzinger, A. (1996): *Hegovisphinctes* n. gen., eine neue Ammonitengattung aus dem Unter-Tithonium des nördlichen Hegaus und einige Bemerkungen zur Taxonomie der Lithacoceratinae. – Geol. Bl. NO-Bayern, **46**: 127–144, 2 Abb., 2 Taf.; Erlangen.

Ziegler, B. (1958): Monographie der Ammonitengattung *Glochiceras* im epikontinentalen Weißjura Mitteleuropas. – Palaeontographica, A, **110**: 93–164, 7 Taf., 66 Abb.; Stuttgart.

– (1972): Über den *Ammonites aporus* Oppel. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **9**: 1 – 6, 7 Abb.; Stuttgart.

Zieten, C. H. v. (1830): Die Versteinerungen Württembergs. 8 S., 6 Taf.; Stuttgart (Verlag der Expedition des Werkes unsere Zeit).

– (1972): Über den *Ammonites aporus* Oppel. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **9**: 1 – 6, 7 Abb.; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Tafel 1

Fig. 1. *Ochetoceras* cf. *zio* (Oppel). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4, 0–5 cm v. o. Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63444. – x1.

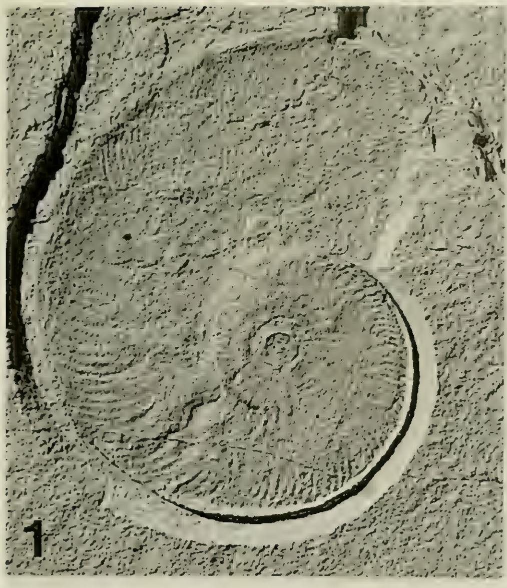
Fig. 2. *Ochetoceras* cf. *zio* (Oppel). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 20–25 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63590. – x1.

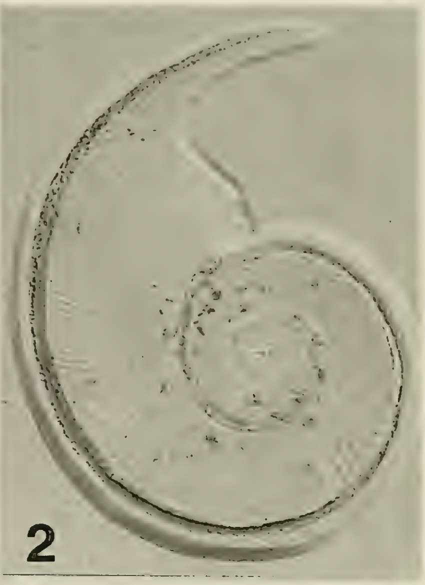
Fig. 3. *Metahaploceras* n. sp., mit Lamellaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht C, 15–20 cm ü. K4. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63224. – x1.

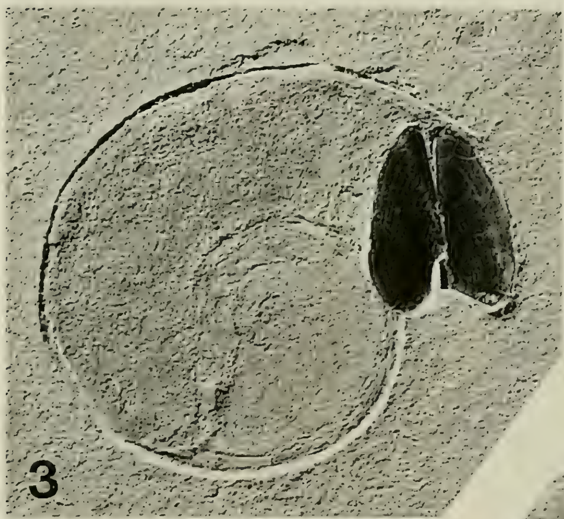
Fig. 4. *Glochiceras lens* Berckhemer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 0–5 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63494. – x1.

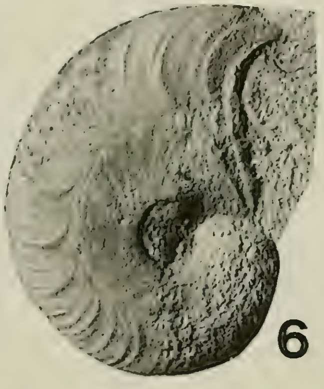
Fig. 5. *Glochiceras lens* Berckhemer, Holotypus. Ober-Kimmeridgium, Setatum-Subzone, *ornatum*-Horizont, Tuttlingen. SMNS Inv.-Nr. 19357. – x1.

Fig. 6–7. *Ochetoceras zio* (Oppel) var. *irregulare* Höroldt. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Liegende Bankkalk-Formation, Tuttlingen, Mattsteige. SMNS 63631/1–2 (leg. G. Schweigert). – x1.


1

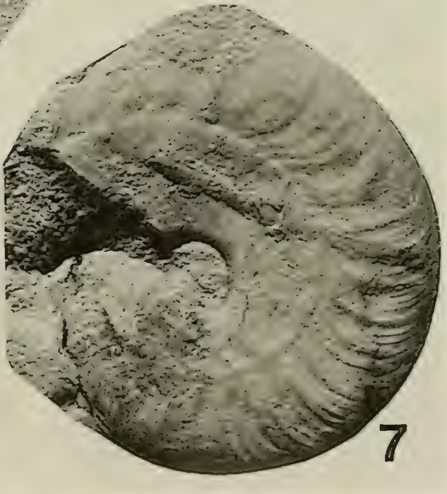

2


3


6

4

5


7

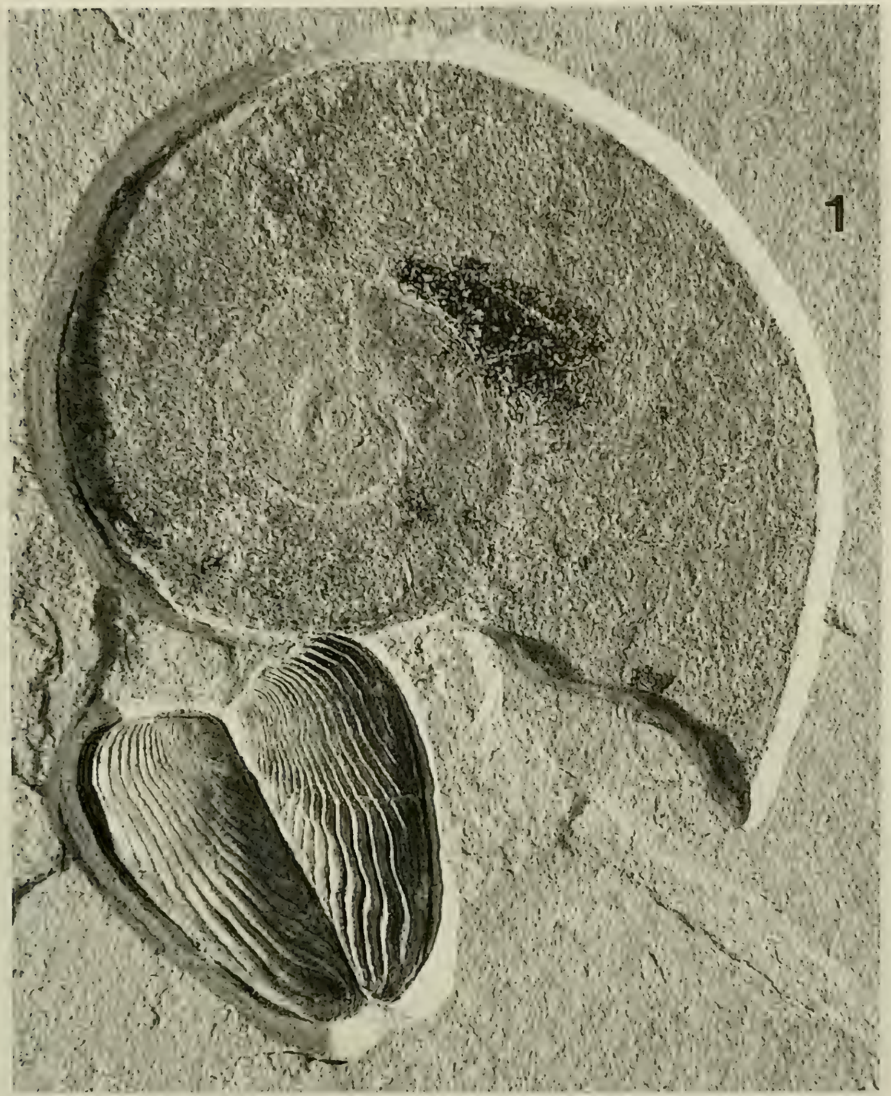
Tafel 2

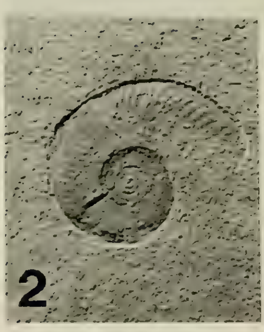
Fig. 1. *Neochetoceras subnudatum* (Fontannes), mit *Lamellaptychus*. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15 cm v. o. Grabung Museum 1994, SMNS Inv.-Nr. 62784. – x1.

Fig. 2. *Neochetoceras subnudatum* (Fontannes), juveniles Exemplar. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63589. – x1.

Fig. 3. *Lingulaticeras pseudopercevali* n. sp., Holotypus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Liegende Bankkalk-Formation, Tuttlingen, Mattsteige. SMNS Inv.-Nr. 19407 (leg. P. Bracher). – x1.

Fig. 4. *Lingulaticeras pseudopercevali* n. sp. mit Lamellaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63079. – x1.


1


2

3

4

Tafel 3

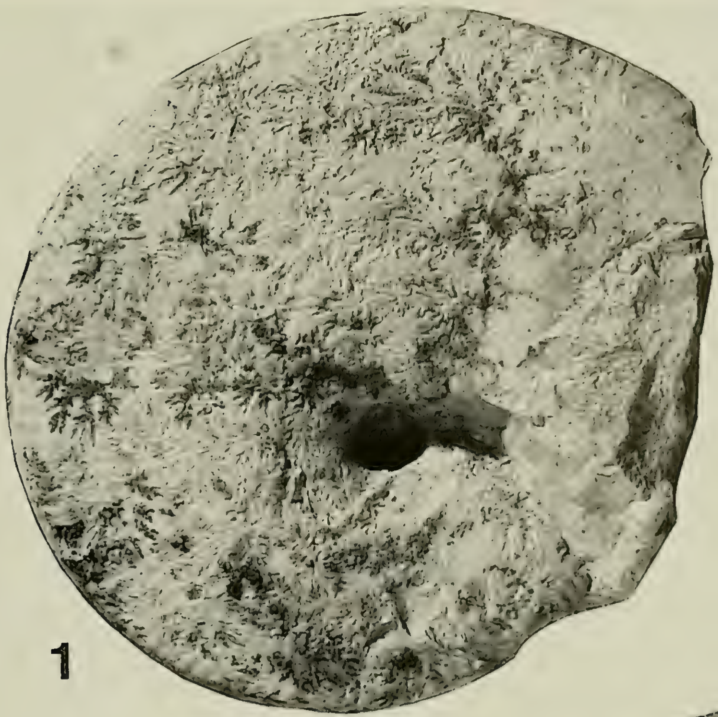
Fig. 1. *Streblites* cf. *zlatarskii* (Sapunov), Orig. Berckhemer & Hölder 1959, Taf. 19, Fig. 95. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont, Liegende Bankkalk-Formation, Gerhausen, SMNS Inv.-Nr. 19499 (leg. E. Rebholz). – x1.

Fig. 2. *Streblites* cf. *zlatarskii* (Sapunov), Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 50–55 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63166. – x1.

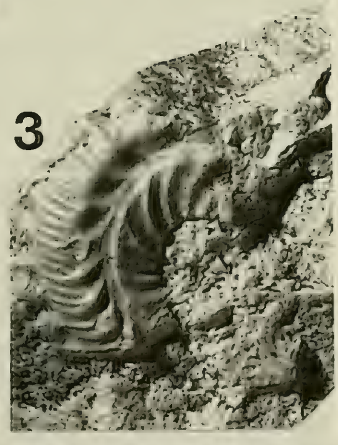
Fig. 3. *Granulochetoceras ornatum* (Berckhemer & Hölder), Orig. Berckhemer & Hölder 1959, Taf. 24, Fig. 127. Ober-Kimmeridgium, Setatum-Subzone, *ornatum*-Horizont, Tuttlingen, „Mattsteige". SMNS Inv.-Nr. 19521 (leg. E. Rebholz). – x2.

Fig. 4. *Granulochetoceras ornatum* (Berckhemer & Hölder). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4, Grabung Museum 1993, SMNS Inv.-Nr. 63434. – x1.

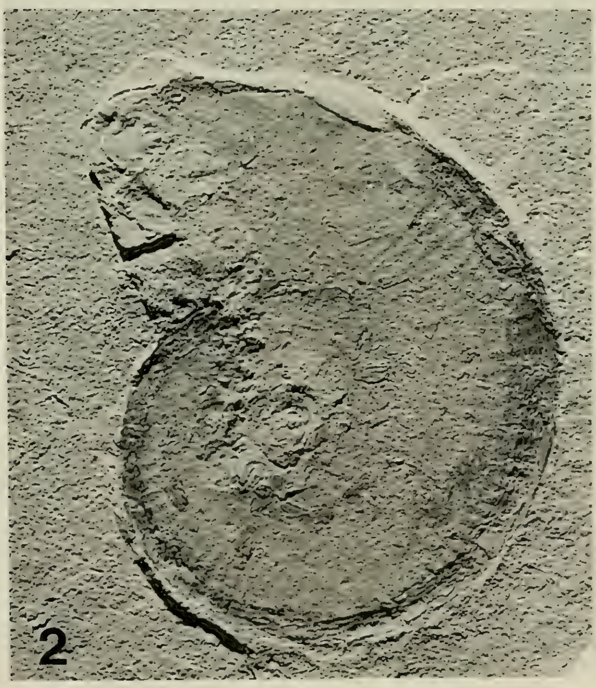
1



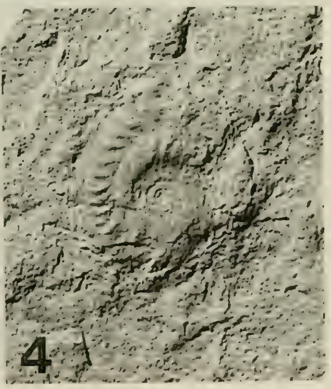
3



2



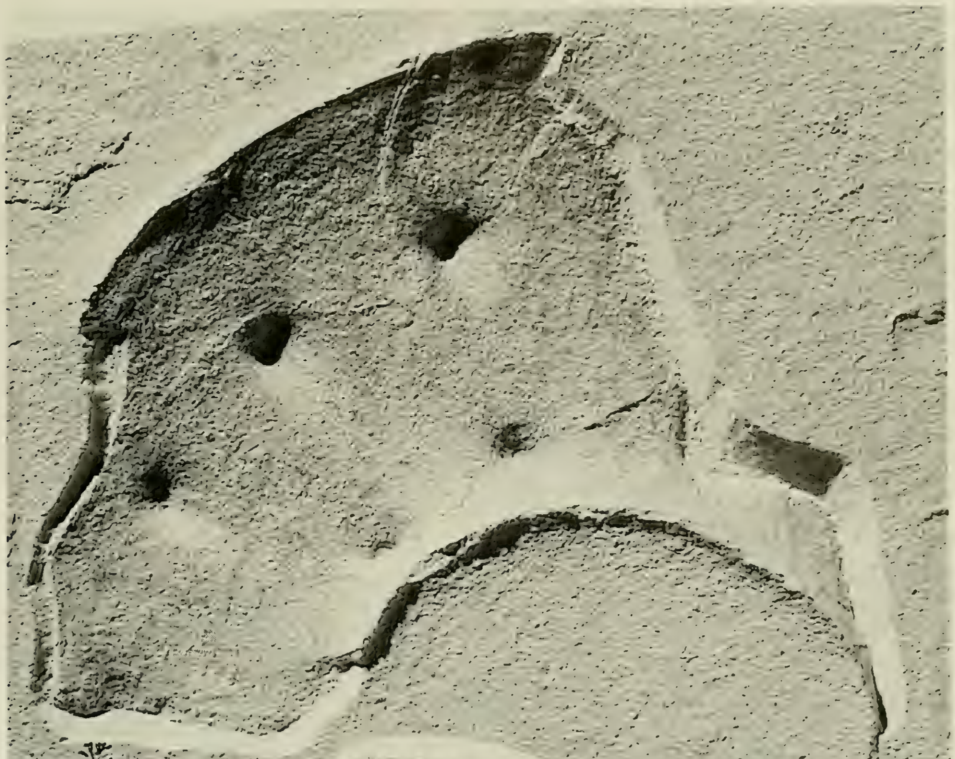
4



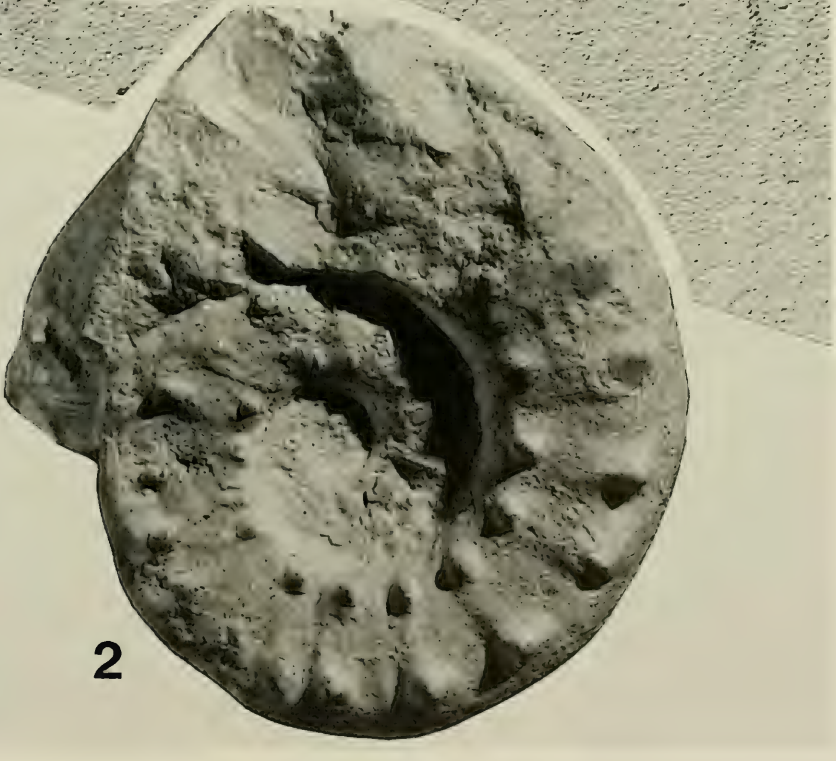
Tafel 4

Fig. 1. *Aspidoceras catalaunicum* (Loriol). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht C, 35 cm ü. K4. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63471. – x1.

Fig. 2. *Aspidoceras catalaunicum* (Loriol). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, ? *hoelderi*-Horizont, Obere Massenkalk-Formation, Sontheim/Brenz. SMNS Inv.-Nr. 63625 (leg. W. Haag 1981). – x1.



1



2

Tafel 5

Fig. 1. *Physodoceras nattheimense* n. sp., Holotypus (Orig. zu *Ammonites inflatus siliceus* Quenstedt 1888, Taf. 125, Fig. 10). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Korallenkalk der Zementmergel-Formation, Nattheim. – x1.

Fig. 2. *Physodoceras nattheimense* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 15–25 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63385. – x1.

Fig. 3. *Physodoceras nattheimense* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Liegende Bankkalk-Formation, Donnstetten, Stbr. am „Salzwinkel". SMNS Inv.-Nr. 63626 (leg. G. Schweigert 1995). – x1.

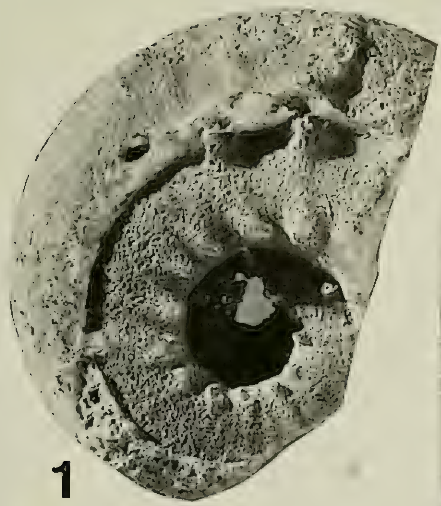
Fig. 4. *Physodoceras nattheimense* n. sp., mit Laevaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63278. – x1.

Fig. 5. *Sutneria* cf. *rebholzi* Berckhemer, mit Laevaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 75–78 cm v. o. SMNS Inv.-Nr. 63613. – x1.

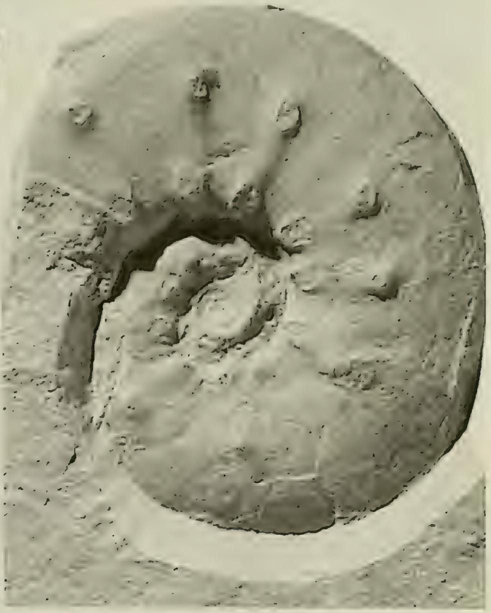
Fig. 6. *Sutneria* cf. *rebholzi* Berckhemer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 10–15 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63081. – x1.

Fig. 7. *Sutneria* cf. *rebholzi* Berckhemer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht F, 10–15 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63619. – x1

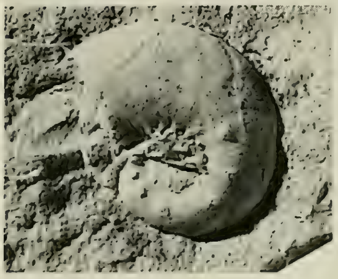
Fig. 8. *Sutneria rebholzi* Berckhemer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Liegende Bankkalk-Formation, Grabenstettener Steige, Stbr. Möck. SMNS Inv.-Nr. 63624 (leg. G. Schweigert 1996). – x1.



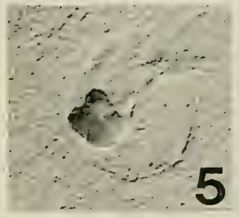
1



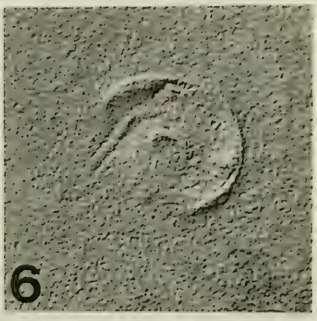
2



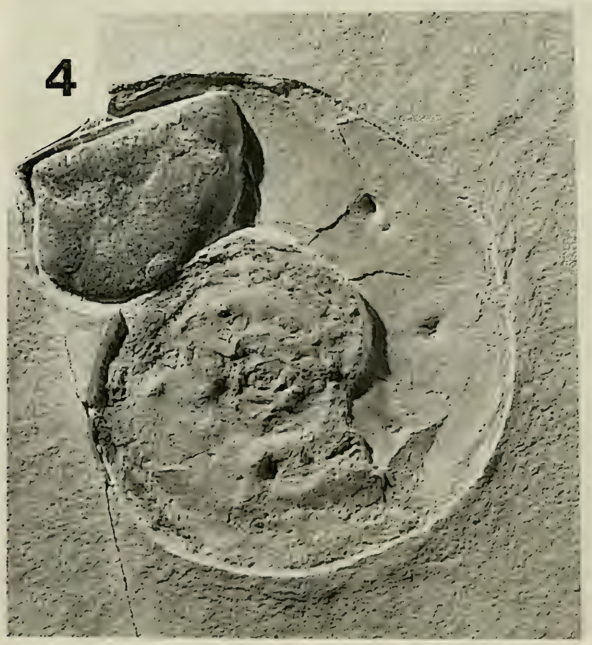
3



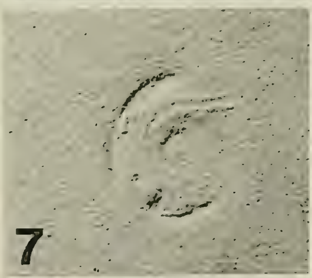
5



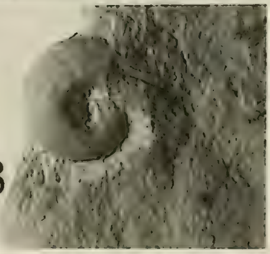
6



4



7



8

Tafel 6

Fig. 1. *Streblites* cf. *zlatarskii* (Sapunov). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63427. – x1.

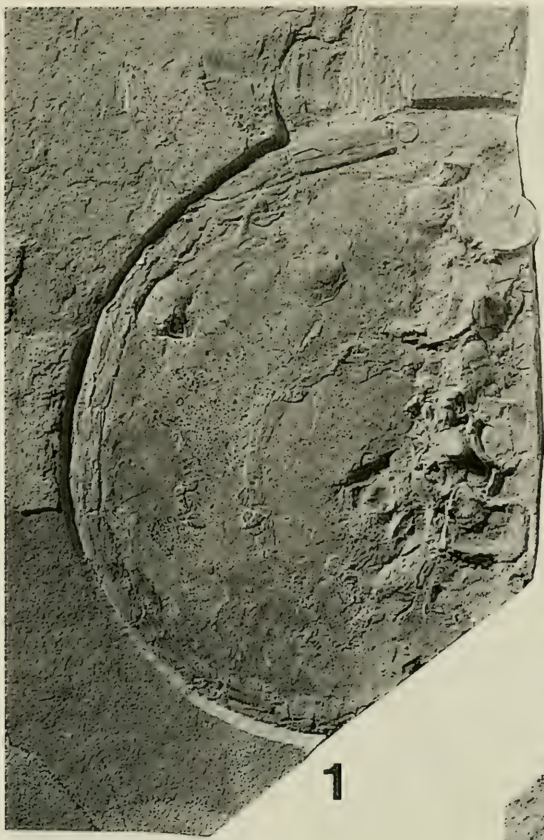
Fig. 2. *Taramelliceras* sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, Nusplinger Plattenkalk, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 20–30 cm v.o., Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63492. – x1.

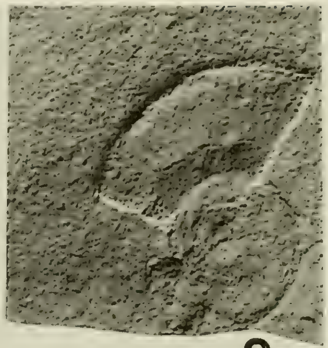
Fig. 3. *Hybonoticeras* sp., Übergangsform zwischen *H. extraspinatum* und *H. interlaevigatum* Berckhemer mskr. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Zementmergel-Formation, Fridingen/Donau, Heilandkapelle. SMNS Inv.-Nr. 19427 (leg. P. Bracher). – x1.

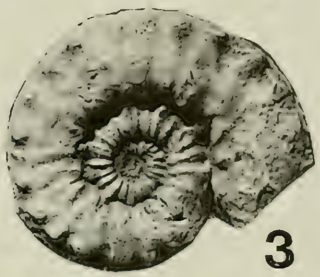
Fig. 4. *Hybonoticeras* sp., Übergangsform zwischen *H. extraspinatum* und *H. interlaevigatum* Berckhemer mskr. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 4, 20–25 cm v. o. Grabung Museum 1994, SMNS Inv.-Nr. 63470. – x1.

Fig. 5. *Hybonoticeras harpephorum crassicostatum* Olóriz. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 40–45 cm v. o. Grabung Museum 1994, SMNS Inv.-Nr. 63382. – x1.

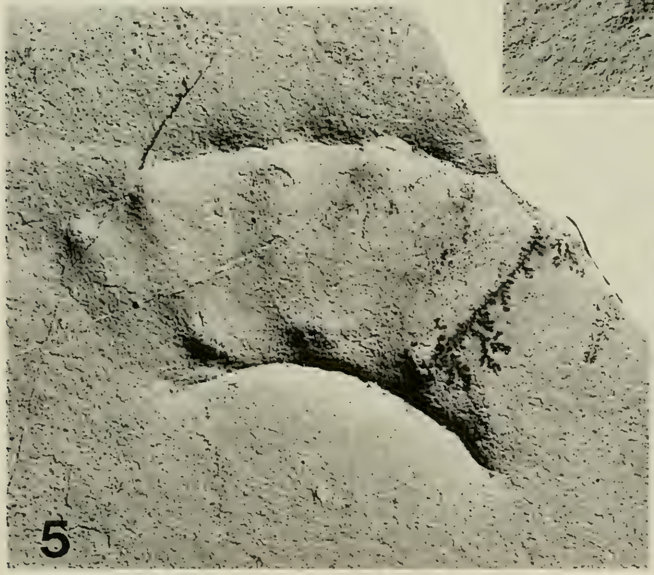
Fig. 6. *Hybonotella* sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 40–50 cm v. o. Grabung Museum 1996. SMNS Inv.-Nr. 63650. – x1.

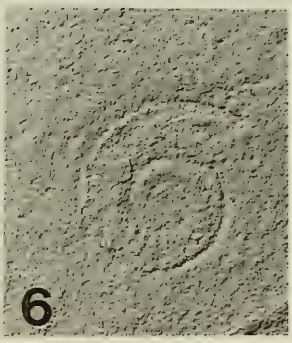

1


2


3

4


5

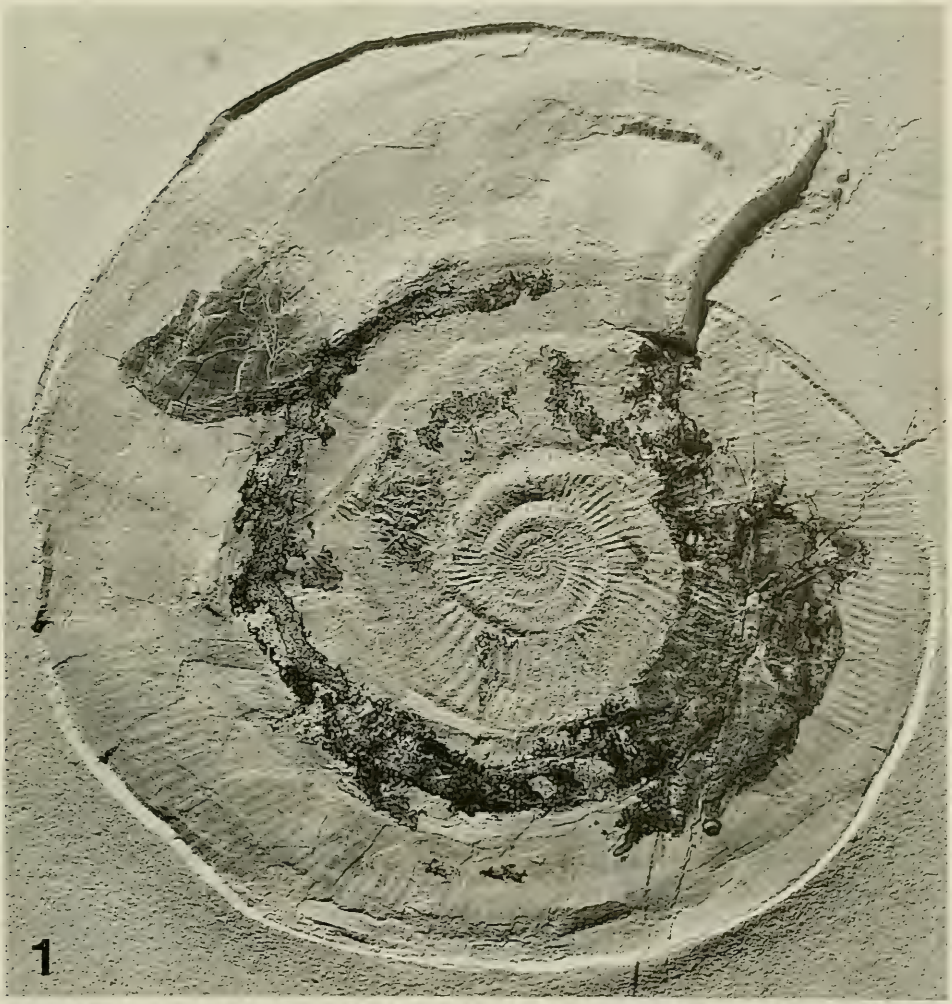

6

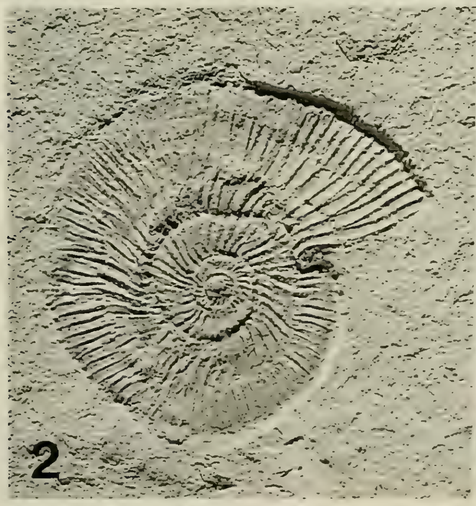
Tafel 7

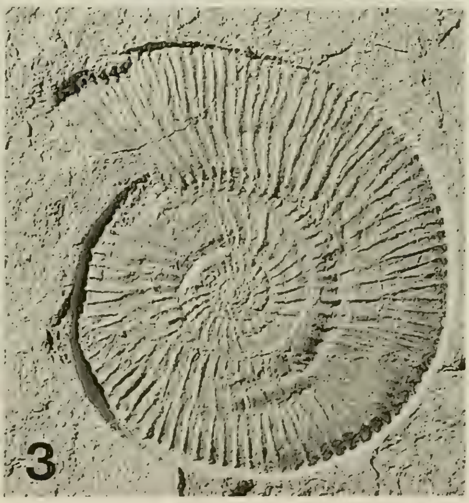
Fig. 1. *Lithacoceras fasciferum* (Neumayr) mit Praestriaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 70–75 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63168. – x0,5.

Fig. 2. *Silicisphinctes russi* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 50–55 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63363. – x1.

Fig. 3. *Silicisphinctes russi* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63394. – x1.


1


2


3

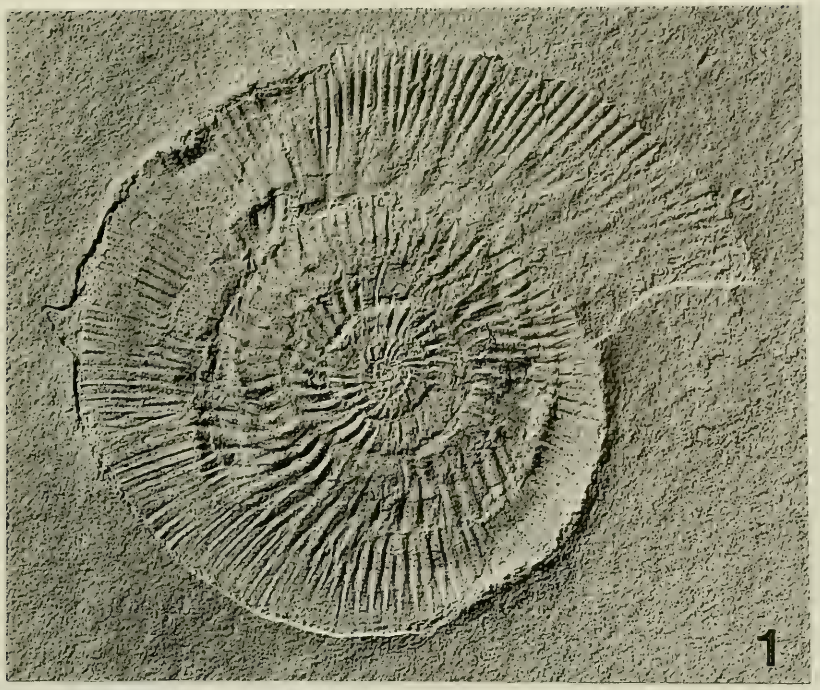
Tafel 8

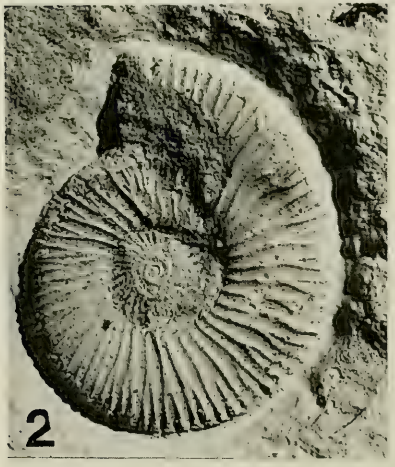
Fig. 1. *Lithacoceras fasciferum* (Neumayr), juveniles Stadium. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63490. – x1.

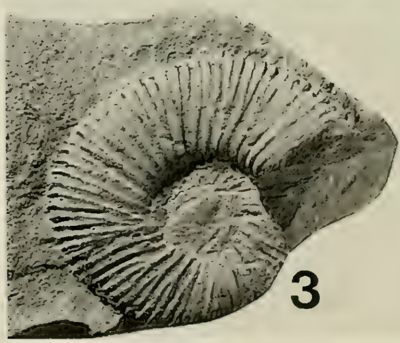
Fig. 2. *Silicisphinctes russi* n. sp., Holotypus (Orig. zu Berckhemer & Hölder 1959, Taf., Fig.). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Liegende Bankkalk-Formation, Bahnhof Neresheim. GPIT Inv.-Nr. Ce 1101/49 (leg. H. Medinger). – x1.

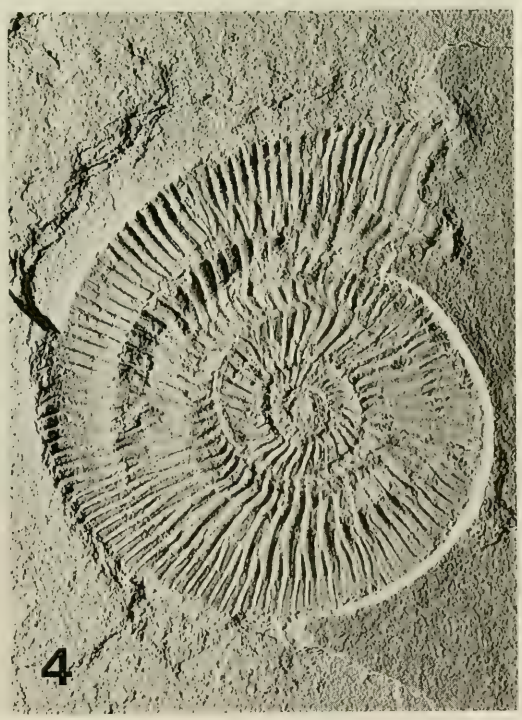
Fig. 3. *Silicisphinctes russi* n. sp., Orig. zu *Perisphinctes* n. sp in Gwinner 1959, S. 41. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Zementmergel-Formation, S Seeburg. IGPS Inv.-Nr. S 760 (leg. M. P. Gwinner). – x1.

Fig. 4. *Silicisphinctes russi* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 10–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63234. – x1.


1


2


3


4

Tafel 9

Fig. 1. *Lithacoceras* aff. *onukii* Takahashi. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Nusplinger Plattenkalk, Großer Kirchbühl, SMNS Inv.-Nr. 63620 (leg. G. Schweigert 1998). – x1.

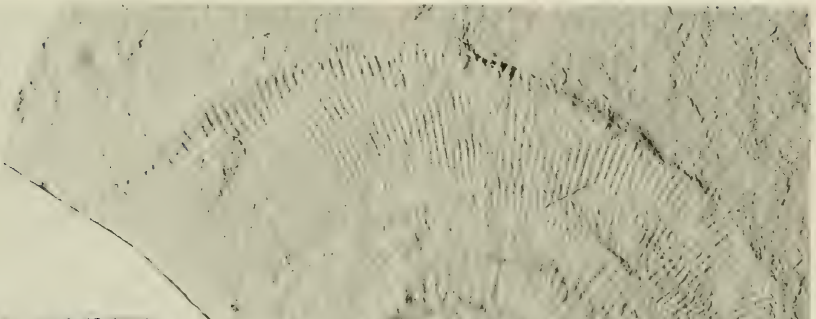
Fig. 2. *Silicisphinctes oxypleurus* (Herbich). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Nusplinger Plattenkalk, Großer Kirchbühl, SMNS Inv.-Nr. 63622 (leg. G. Schweigert 1992). – x1.

Fig. 3. *Silicisphinctes hoelderi* (Sapunov), Holotypus (Orig. zu Berckhemer & Hölder 1959, Taf. 11, Fig. 54). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Zementmergel-Formation, „Bennenberg" bei Neresheim, GPIT Inv.-Nr. Ce 1101/43. – x1.

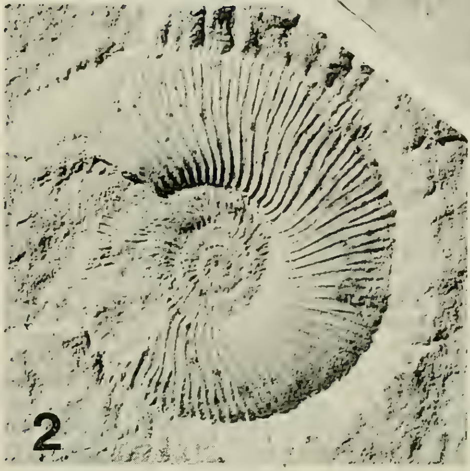
Fig. 4. *Silicisphinctes russi* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 35–40 cm v. o. Grabung Museum 1994, SMNS Inv.-Nr. 62864. – x1.

Fig. 5. *Glochiceras lens* Berckhemer. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 5, 30–35 cm v. o. Grabung Museum 1994, SMNS Inv.-Nr. 63433. – x1.

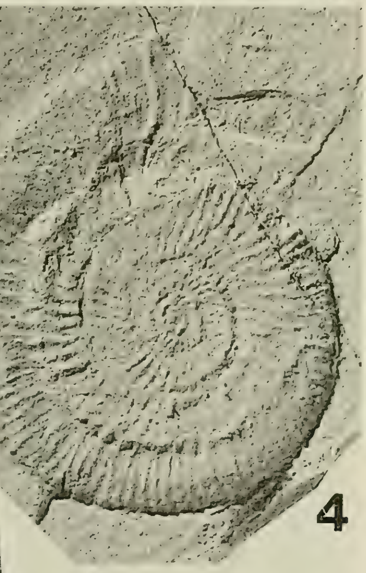
1



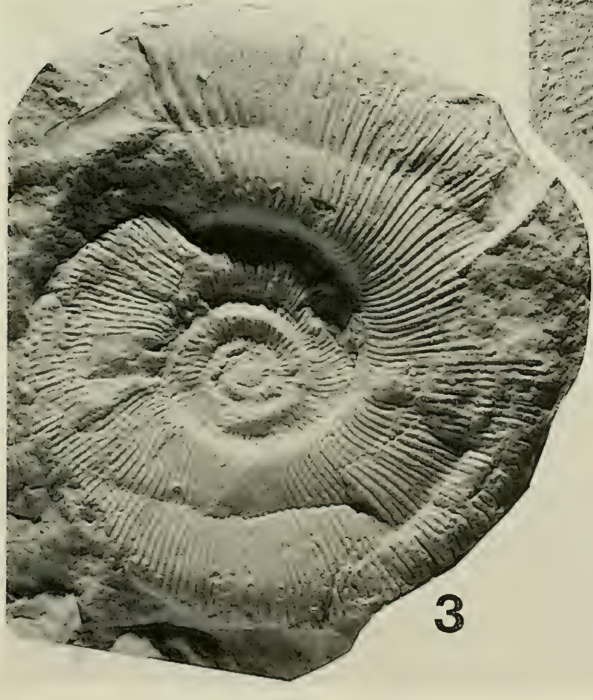
2



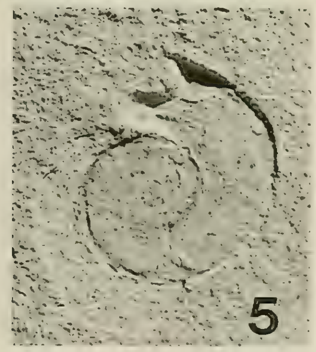
4



3



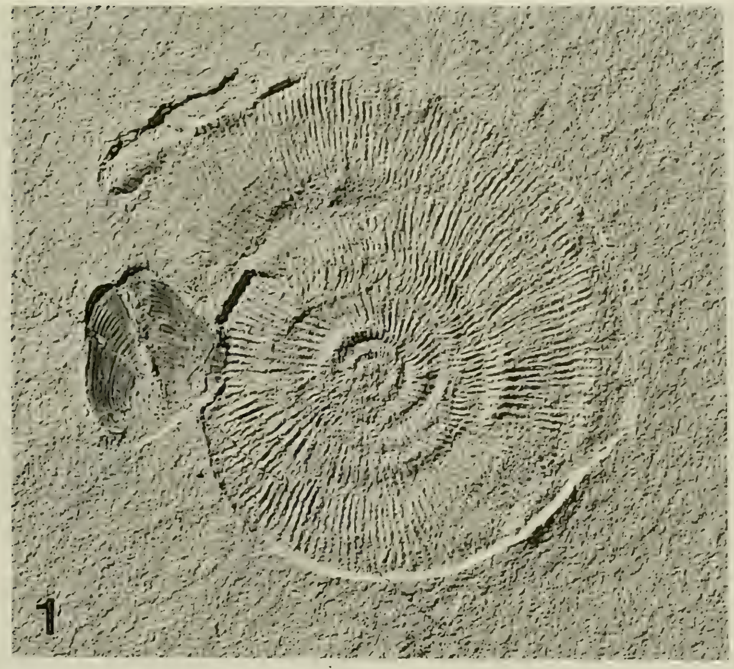
5



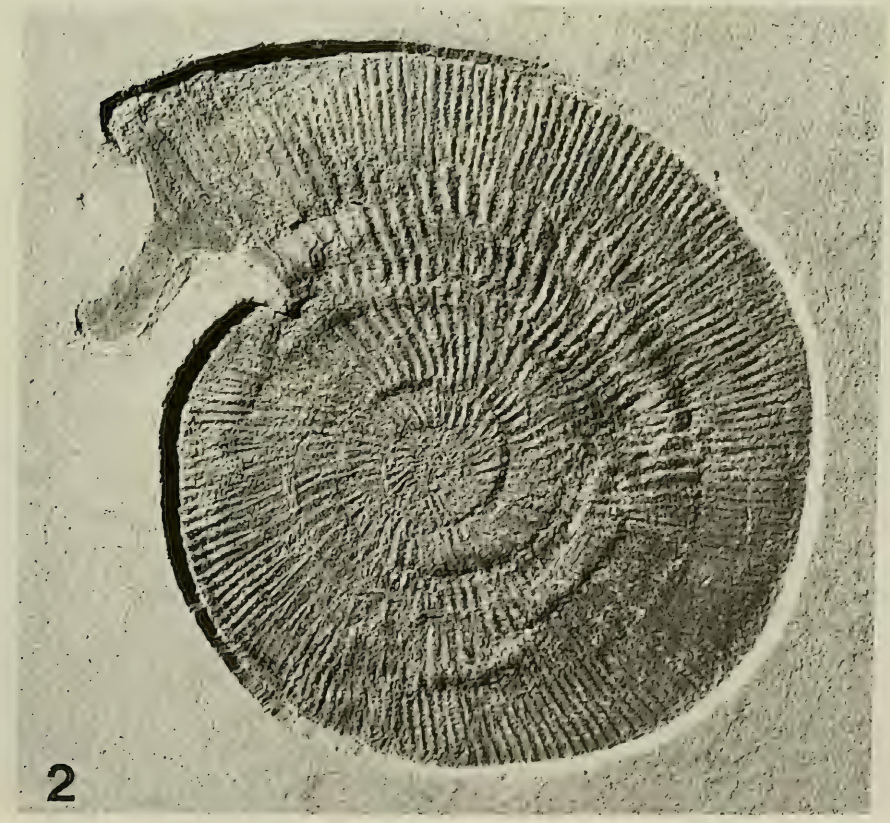
Tafel 10

Fig. 1. *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. mit Praestriaptychus. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Nusplinger Plattenkalk, Großer Kirchbühl. SMNS Inv.-Nr. 63474 (leg. G. Schweigert). – x1.

Fig. 2. *Silicisphinctes hoelderi* (Sapunov). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht D, 15–20 cm v. o. Grabung Museum 1995, SMNS Inv.-Nr. 63228. – x1.



1



2

Tafel 11

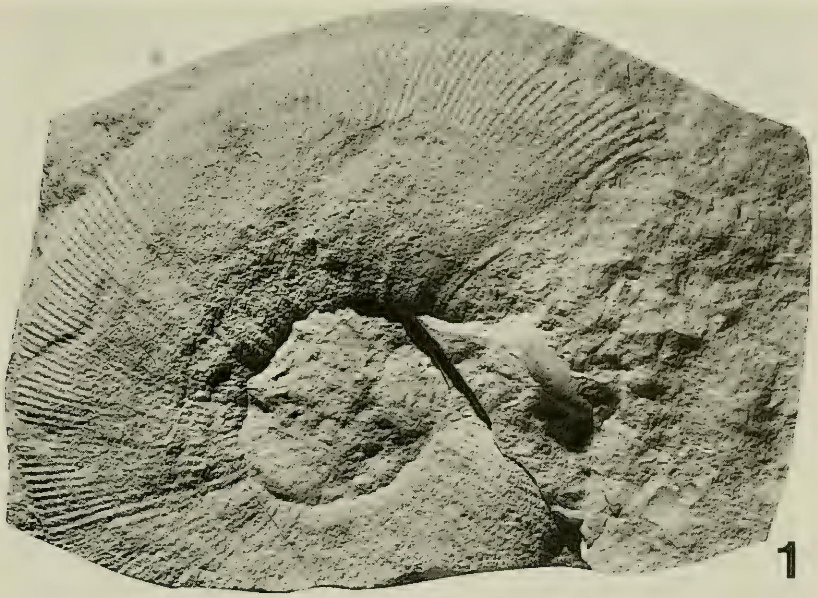
Fig. 1. *Lithacoceras* aff. *onukii* Takahashi. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Grabenstettener Steige, Stbr. Möck. SMNS Inv.-Nr. 63623 (leg. G. Schweigert & A. Scherzinger 1995). – x1.

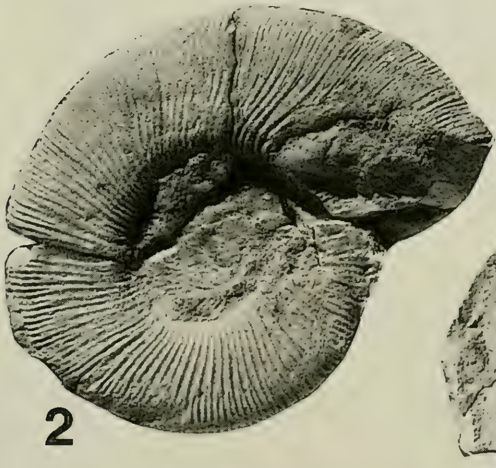
Fig. 2. *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp., Holotypus (Orig. zu Schweigert 1995, Taf. 1, Fig. 2). Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Zementmergel-Formation, Herrlingen-Lautern. SMNS Inv.-Nr. 62645 (leg. P. Bracher). – x1.

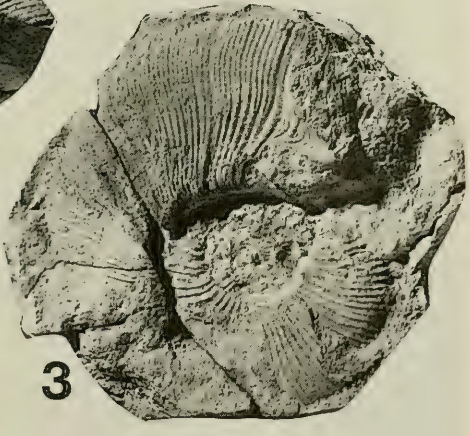
Fig. 3. *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Zementmergel-Formation, Möhringen/Donau. SMNS Inv.-Nr. 62646 (leg. P. Bracher). – x1.

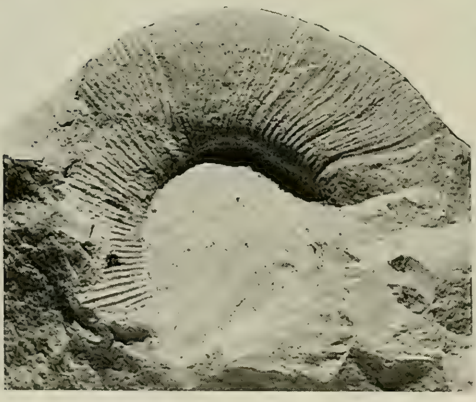
Fig. 4. *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Liegende Bankkalk-Formation, Grabenstettener Steige, Stbr. Möck. SMNS Inv.-Nr. 63509/1 (leg. G. Schweigert). – x1.

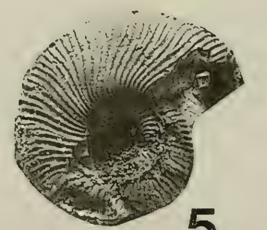
Fig. 5. *Silicisphinctes keratinitiformis* n. sp., Innenwindung. Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *zio-wepferi*-Horizont β, Korallenkalk der Zementmergel-Formation, Nattheim. SMNS Inv.-Nr. 63627. – x1.


1


2


3

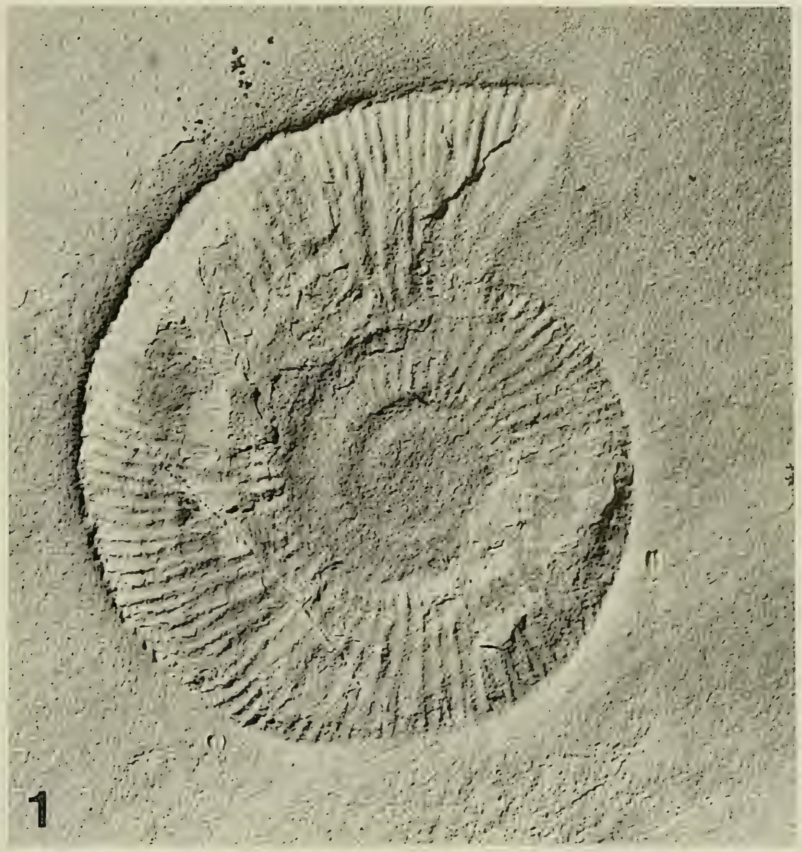

4


5

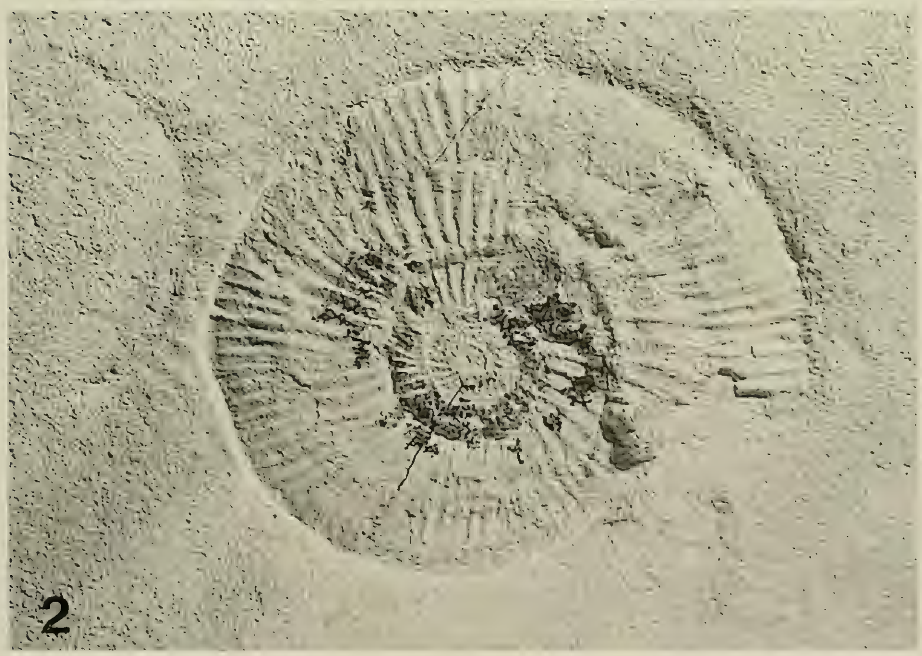
Tafel 12

Fig. 1. *Subplanites* sp., Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Egesheimer Steinbruch, Schicht Pk 6, 5–10 cm v. o. SMNS Inv.-Nr. 63649 . – x1.

Fig. 2. *Subplanites* sp., Ober-Kimmeridgium, Ulmense-Subzone, *hoelderi*-Horizont, Nusplinger Plattenkalk, Nusplinger Steinbruch, Schicht G, 75–80 cm v. o. Grabung Museum 1996, SMNS Inv.-Nr. 63361. – x1.



1



2

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

1
S937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 268	43 pp., 5 pls., 9 textfigs.	Stuttgart, 30. 10. 1998

SMITHSONIAN
MAR 22 19
LIBRARIES

Radiolaria from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, SW Germany)

By Peter Zügel, Frankfurt, Wolfgang Riegraf, Münster,
Günter Schweigert and Gerd Dietl, Stuttgart

With 5 Plates and 9 Textfigures

Zusammenfassung

Aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium, südwestliche Schwäbische Alb) werden erstmals verschiedene, mäßig erhaltene Radiolarienfaunen vorgestellt. Dieses Vorkommen erweitert die allgemein geringe Dokumentation von Radiolarien aus jurassischen Schelfbereichen und bestätigt die Dominanz der Williriedellidae (cryptothoracale Nassellarien) in diesen Bereichen. Insgesamt werden 43 verschiedene Taxa beschrieben. Bei einigen Nassellarien sind durch die Steinkernerhaltung die inneren Strukturen des ersten Segmentes (Cephalis) abgeformt, die auf wichtige supragenerische Zusammenhänge hinweisen.

Abstract

Various moderately preserved radiolarian faunas are presented for the first time from the Nusplingen Lithographic Limestone (Upper Kimmeridgian) in the southwestern part of the Swabian Alb (SW Germany). This occurrence extends the generally poor documentation of radiolarians from Jurassic neritic seas, corroborating the predominance of the Williriedellidae (cryptothoracic nassellarians) in this realm. 43 different taxa are described. Due to internal cast preservation internal structures of the first segment (cephalis) are moulded in some nassellarians, pointing to important suprageneric relations.

1. Introduction

Late Jurassic radiolarian associations of Southern Germany were mainly reported from the Northern Calcareous Alps (Steiger & Steiger 1993, 1994). Until recently, only single specimens were described by Geyer (1961), Stürmer (1963), and Schairer (1971) from the Late Jurassic of the Swabian/Franconian Alb. Kiessling (1997) described the first radiolarian fauna from the Oxfordian of the Franconian

---

Gedruckt mit Mitteln der Gesellschaft zur Förderung des Naturkundemuseums in Stuttgart e.V.

Alb, followed by the discovery of highly diverse and well preserved radiolarian assemblages from the Lower Tithonian of the Solnhofen area (ZÜGEL 1997).

Radiolarians from the Nusplingen area were first figured by SCHAIRER (1971, figs. 23–24) comprising only two moderately preserved specimens. Only one of these specimens was clearly determined by KIESSLING (1997) as *Archaeodictyomitra apiarium* (RÜST).

The Nusplingen Lithographic Limestone is so far the only fossil-bearing lithographic limestone occurrence known from the Late Jurassic of the Swabian Alb. Recent excavations by the Stuttgart Museum of Natural History started in the early summer of 1993. Reports on the excavations and the fossil findings are continuously published by DIETL et al. (1995, 1996, 1997). SCHWEIGERT (1997) compiled the bibliography of the Nusplingen Lithographic Limestone with special regard to the fossil content.

Meanwhile, the stratigraphic position of the Nusplingen Lithographic Limestone is precisely determined (SCHWEIGERT et al. 1996; SCHWEIGERT & ZEISS 1998, in press). Unlike the more famous Lower Tithonian Solnhofen lithographic limestones of the southern Franconian Alb, the Nusplingen Lithographic Limestone completely belongs to the Late Kimmeridgian (Beckeri Zone, Ulmense Subzone, *zio-wepferi* horizon β + *hoelderi* horizons).

Sampling by W. RIEGRAF (1995) in the excavated section in the "Geologischer Steinbruch" of the Stuttgart Natural History Museum yielded the first radiolarian assemblages from two turbiditic marly layers and some polished limestone slabs. As a consequence of the radiolarian discovery from chert bearing sections in the Lower Tithonian Moernsheim Formation of the Solnhofen area (ZÜGEL 1997), further sampling was concentrated on thin chert layers in the lower part of the Nusplingen Lithographic Limestone. They yielded a rich radiolarian fauna of mainly siliceous internal casts. Apart from this chert layers, rather rare radiolarian in siliceous shell preservation were found in fine-grained limestone samples from mainly the lower part of the sections.

Acknowledgements

Special acknowledgements go to Dr. Paulian Dumitrica (Bern) for fruitful discussions and numerous hints concerning the systematic part. The great hospitality of Dr. Ruth Dumitrica-Jud and Dr. Paulian Dumitrica allowed a very comfortable review of the first manuscript. Dr. Rainer Petschick (Frankfurt am Main) is acknowledged for his patience in repeatedly scanning and arranging some figures. J. Tochtenhagen (Frankfurt am Main) gave technical support at the SEM.

2. Geological setting

Late Jurassic series crop out as a wide arch on the northern rim of the Swabian and Franconian Alb, dipping gently to the southeast (Swabian Alb, Southern Franconian Alb) and to the east/northeast (Northern Franconian Alb). They are covered by the Tertiary Molasse deposits to the southeast and bordered by the Bohemian Massif in the northeast. Kimmeridgian series exhibit the overall Upper Jurassic pattern of massive sponge-algal mounds interfingering with bedded limestones on the Swabian/Franconian Alb (MEYER & SCHMIDT-KALER 1989). The Nusplingen area is situated in a neritic realm, separated by sponge-algal buildups and oolitic shoals from the Helvetian Basin in the south.

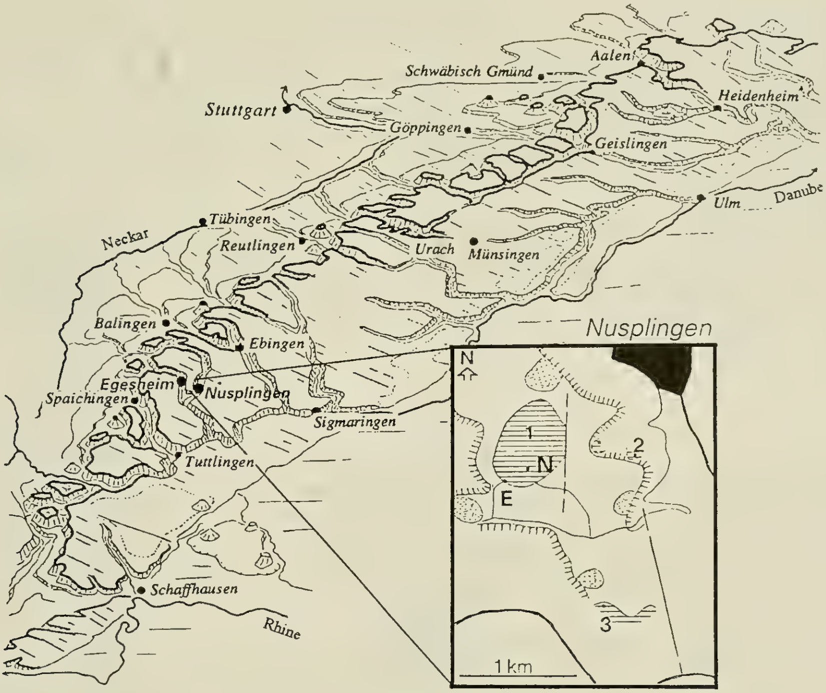

Aalen
Schwäbisch Gmünd
Heidenheim
Stuttgart
Göppingen
Geislingen
Ulm
Danube
Tübingen
Neckar
Reutlingen
Urach
Münsingen
Nusplingen
Balingen
Ebingen
Egesheim
Spaichingen
Nusplingen
Sigmaringen
Tuttlingen
Schaffhausen
Rhine
N
1
N
2
E
3
1 km

Fig. 1. Location of the Nusplingen Lithographic Limestone fossil sites in the western part of the Swabian Alb (Upper Danube area). 1–2 = Lithographic limestones of the Westerberg Basin, 3 = lithographic limestones of the "Grosser Kirchbühl Basin". E = Egesheim quarry, N = Nusplingen quarry.

The Nusplingen Lithographic Limestone is found in two longitudinal basins (Fig. 1) surrounded atoll-like by older sponge-algal limestones ("Oberer Massenkalk"). The northern "Westerberg Basin" is actually about 1 km long and up to 0.6 km wide, with a slightly internal division caused by erosion and tectonic shifting. The southern "Grosser Kirchbühl Basin" is preserved only at its northern margin, the rest being eroded by the Untere Bära River. It reveals but a reduced section of only a few meters thickness as a thin cover on the southern slope of the "Grosser Kirchbühl" hill. Sedimentation set on at about the same time in both basins, as indicated by the ammonite faunas, and sedimentation conditions are basically the same.

The submarine relief at the onset of lithographic limestone sedimentation can be estimated in the "Grosser Kirchbühl Basin". A minimum of 80 m of relief differences results from the differences of the lithographic limestone base on the underlying older massive limestones.

Actual occurrences of the lithographic limestones at Nusplingen are preserved only due to the relatively deep tectonic position. Therefore, reconstructions of the lithofacies distribution in this stratigraphic interval are rather difficult. Time equivalent sediments occur only about 5 km further south around the villages of Kolbingen and Renquishausen. The mainly re-crystallized Kolbingen Lithographic Limestone exhibits facies characteristics pointing to tidal influences, totally different from that of the Nusplingen Lithographic Limestone.

Further south, in the area of the Upper Danube valley and the northern Hegau, calcareous oolites and biodetrital sponge-bearing limestones developed (e.g. Buchheim near Beuron). Deeper basinal realms on the shelf contain limestone marlstone alternations (upper part of the "Liegende Bankkalk Formation", and "Zementmergel" Formation). High energetic facies types in submarine canyon systems cut the sponge algal facies from north to south ("Hattingen debris limestone", lithofacies of the "Rauhe Kalke").

The sponge algal facies of the Upper Jurassic shelf ("Swabian Facies") continues to the south partly below the Molasse Basin, and grades into to the so-called "Helvetian Facies" at the northern margin of the Tethys (see reconstruction by Meyer & Schmidt-Kaler 1989).

3. Sections

The section of the Nusplingen Lithographic Limestone at the excavation site "Geologischer Steinbruch" (Nusplingen district) consists of a 10.5 m thick series of calcareous laminites, subdivided by intercalation of some turbidite layers and some bioturbated beds (Fig. 2). Lithostratigraphic designations in this outcrop follow the terminology introduced by Aldinger (1930).

Turbidite layers correspond to the model of the so-called "allodapic limestones" (Meischner 1964) and can be traced throughout the Nusplingen Lithographic Limestone basins ("Westerberg Basin", "Grosser Kirchbühl Basin"). Towards the margins of the basins they increase in thickness and contain coarse-grained debris.

The basal part of the lithographic limestone section at the basin margin is exposed in the excavation site "Egesheimer Steinbruch". In contrast to the "Geologischer Steinbruch" the lithographic limestones and the intercalated turbidite layers are given a new lithostratigraphic terminology, due to problems of correlation when starting the excavations. Apart from turbidite layers, continuous chert layers occur in the "Egesheimer Steinbruch", suitable for lithostratigraphic correlations. A single chert layer is intercalated in the section of the "Grosser Kirchbühl Basin".

Chert layers can attain several millimetres, but are, however, generally only 1–2 mm thick. Furthermore, chert laminae of less than 1 mm thickness have been found in thin-sections (cf. Schneider 1969). Further chertification occurs as small chert lenses in turbidite layers and around some fossil remains. In the upper part of the sections cherts are virtually absent, apart from the topmost layer in the "Geologischer Steinbruch" (Layer K6 in Aldinger 1930). However, this layer is built up by older reefal limestones, sloping on the younger lithographic limestones.

As a general trend of the Nusplingen Lithographic Limestone section in the "Westerberg Basin", grain sizes decrease towards the top. On the other hand, the content of organic matter increases, mainly consisting of terrestrial plant remains and kerogen. These trends are interpreted as results of a beginning isolation of the "Westerberg Basin" during a sea level fall. Consequently, the surrounding sponge-algal limestones are partly dedolomized as a result of a phreatic diagenesis during emergence. None of these trends are traceable in the "Grosser Kirchbühl Basin", as only the lower part of the lithographic limestone section is exposed.

More details on the different outcrops and some core sections of the Nusplingen Lithographic Limestone are given by Dietl et al. (1998).

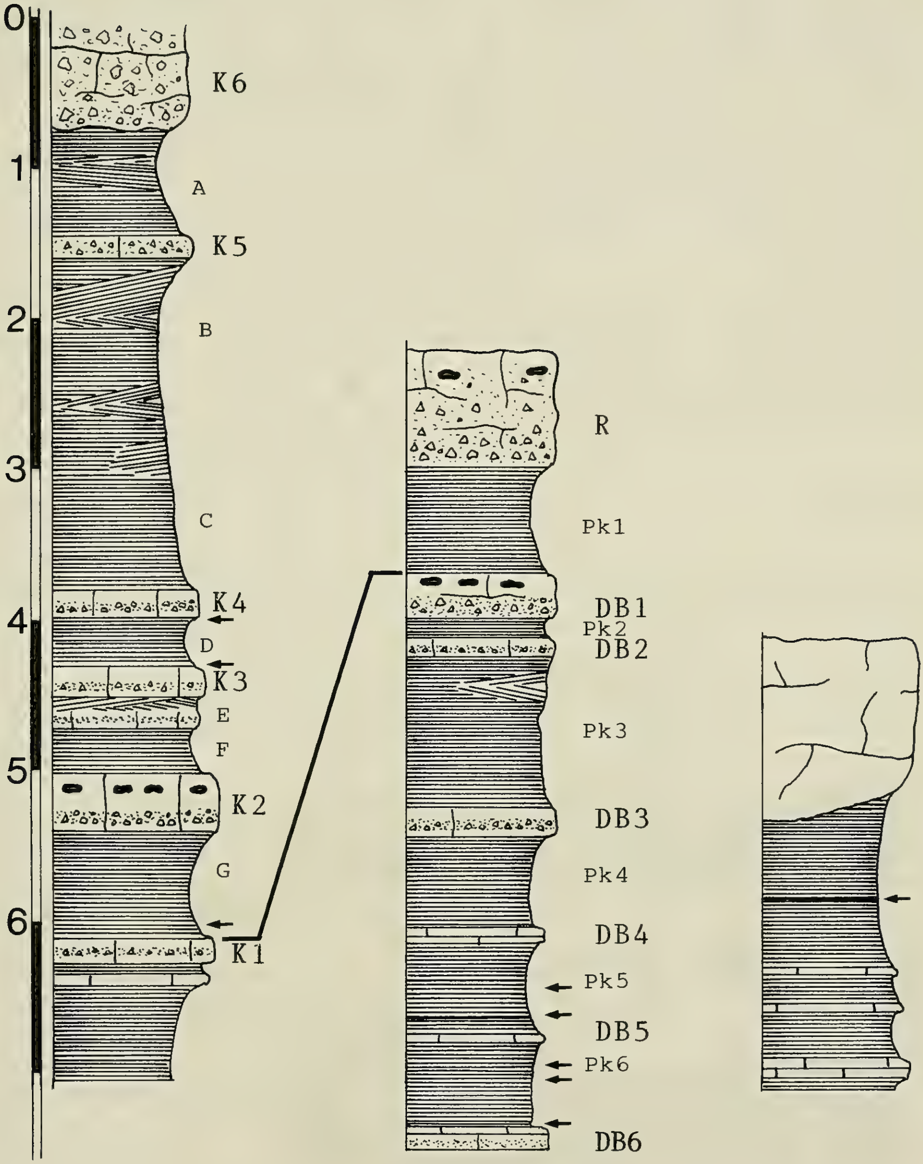

0
1
2
3
4
5
6
K6
A
K5
B
C
K4
D
K3
E
F
K2
G
K1
R
Pk1
DB1
Pk2
DB2
Pk3
DB3
Pk4
DB4
Pk5
DB5
Pk6
DB6

Fig. 2. Sampled sections of the Nusplingen Lithographic Limestone. Left: Nusplingen quarry with samples indicated by black arrows (from above: samples Nu 250, Nu 251, Nq-MG). Midth: Egesheim quarry (from above: samples Pk5-ucl, Pk5-lcl, Pk6–15-25, Pk6–25-30, Eg-bll). Right: Grosser Kirchbühl Basin with sample GK-cl.

4. Material and Methods

Samples from three sections of the Nusplingen Lithographic Limestone were collected from various types of lithologies for a preliminary research on Radiolaria. The first sampling (W. RIEGRAF, 1995) in the Westerberg section was concentrated on two turbiditic marly layers in order to isolate foraminifera. The softly weathered, whitish-grey marlstones were washed with a 63µm sieve after watering. Vertically cut slabs from limestones are examined for re-crystallized calcitic radiolaria.

Limestone samples and limestones with chert layers and chert nodules were treated with diluted hydrochloric acid (5 %) or diluted formic acid (5 %) and washed with a 63µm sieve. Poor samples were completely picked out, whereas 130–200 specimens were randomly selected from samples with high radiolarian frequencies. Apart from quantitative picking, some samples with either complete preservation of internal casts or only moderately corroded tests were checked for rare species. SEM investigations were restricted to selected specimens, which have been distinguished by using binocular observations.

The figured specimens from the Nusplingen Lithographic Limestone are housed in the collection of the SMNS (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart).

5. Preservation

Three main types of preservation can be identified in the Nusplingen radiolarian faunas, depending on the lithology of the sampled beds (Fig. 3).

1. Most of the pure limestone beds contain completely calcified radiolarians, that can only be partly identified by sections. Apart from the pure limestone beds, calci-

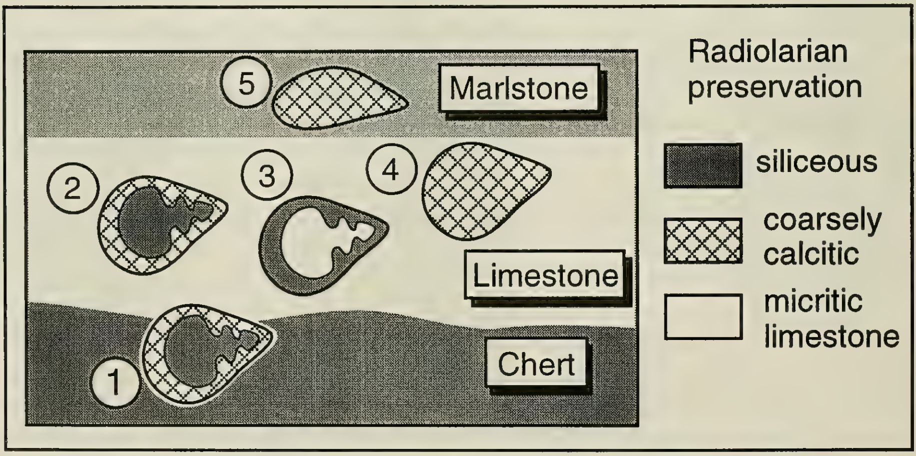


Fig. 3. Simplified scetch of radiolarian preservation in different lithologies of the Nusplingen Plattenkalk. 1: Coarsely calcitic test with siliceous internal cast in chert layers; frequent. – 2: Coarsely calcitic test with siliceous internal cast in micritic limestones; common immediately above and below chert layers. – 3: Siliceous tests in limestones, rare. – 4: Massive calcitic preservation in micritic limestones; common. – 5: Massive calcitic preservation, more or less compressed, in marlstones; common.

fied radiolarians are found compressed in some marly layers (Pl. 4, fig. 2). Due to re-crystallization and compaction, only very few radiolarians could be identified on the generic level.

2. Siliceous internal casts with coarsely re-crystallized calcitic tests are enclosed in thin chert layers from the lower part of the Nusplingen Lithographic Limestone. The same preservation is found in thin contact zone above and below the chert layers in the surrounding limestones.

3. Siliceous tests of radiolarians occur in slightly argillaceous fine-grained limestone beds in the lower part of the Nusplingen Lithographic Limestone. The same preservation is found in the fine-grained layers at the top of turbidites. Most specimens of the generally small-sized faunas are corroded. A very small portion of radiolarians with siliceous test preservation is found among the siliceous internal casts in the contact zones of limestones and chert layers.

Selective preservation of radiolarians must be considered in both chert layers and fine-grained limestones. In the chert layers, the dense construction of spongy spumellarians or hagiastrids without sufficient hollow internal space does not allow the formation of internal casts. Therefore, spongy spumellarians are limited to rare specimens in the fine-grained limestones.

Preservation of fragile tests in the fine-grained limestones point to a rather non-selective preservation. Nevertheless, radiolarians in these layers are corroded to a certain degree, often leaving only the apical part of the tests. Corrosion may contribute to the predominance of the compact Williriedellidae (Kiessling 1997).

6. Radiolarian distribution

Radiolarian frequencies in some samples from the Nusplingen Lithographic Limestone are very different between chert layers and fine-grained limestones. Chert layers contain several hundred to a few thousand specimens/100g rock, whereas in fine-grained limestones frequencies do not exceed 100 specimens/100g rock.

Quantitative investigations of radiolarian faunal composition in the Nusplingen Lithographic Limestone are generally based on the level of families due to incertainties in the determination of internal casts on generic level (Fig. 4).

Spumellarians comprise some Astrosphaeridae Haeckel and Spongodiscacea Haeckel (*Alievium* Pessagno, *Pyramispongia* Pessagno). They only contribute 0–5 % to the radiolarian fauna and are not divided further. Whereas coarse-grained chert layers contain internal casts of Astrosphaeridae, the spumellarian fauna in fine-grained limestone samples is restricted to Spongodiscacea.

Among the predominant nassellarians, the Williriedellidae Dumitrica are the most frequent forms in most of the samples. Internal casts of this group are identified by three-segmented tests, with a distinct encasement of the thorax into the abdominal cavity. Although the cephalis is corroded in most of the specimens, the thorax can easily be identified by the imprints of a part of the cephalic skeleton on its proximal part. Williriedellidae are absolutely dominating in fine-grained limestones, making up 70–80 % of the radiolarian fauna. The strongly dominant species in samples with test preservation is *Zhamoidellum* sp. aff. *Z. ovum* Dumitrica, followed by *Complexapora tirolica* Kiessling, and rare *Williriedellum* sp.

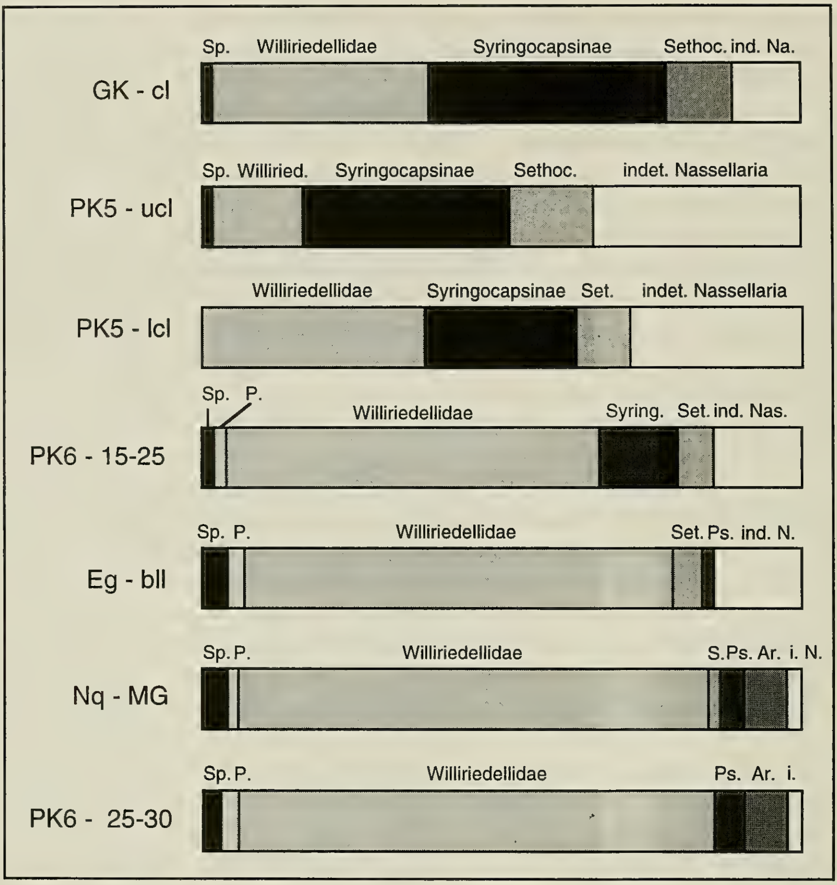


Fig. 4. Quantitative distribution of radiolarians in the Nusplingen samples. General dominance of Williriedellidae, apart from high portions of Syringocapsinae in chert layers. Abbreviations: Sp. = Spumellaria; P. = Poulpidae; Sethoc., Set., S. = Sethocapsidae; Ps. = Pseudodictyomitridae; Ar. = Archaeodictyomitridae.

Whereas fine-grained limestones are absolutely dominated by Williriedellidae, radiolarian faunas in chert layers contain a high portion of Syringocapsinae Foreman. Internal casts of this subfamily were identified by the combination of a conical apical part with an inflated last chamber, bearing one or four extensions. Whereas *Podocapsa* Rüst is easily determinable by four extensions of the last segment, *Podobursa* Wisniowski and *Syringocapsa* Neviani cannot be clearly distinguished as internal casts. Frequencies of Syringocapsinae in chert layers can exceed those of Williriedellidae, whereas fine-grained limestone samples are virtually free from Syringocapsinae.

Sethocapsidae Haeckel are present in all but one sample. It is the third group that can be determined by internal casts. They are composed of four segments, three segments slowly increasing and the last segment inflated. Although the cephalis is corroded in most of the specimens, the thorax can be easily identified by the imprint of a part of the cephalic skeleton on its proximal part. Sethocapsidae occur more frequently in the coarse grained chert layers, with a maximum of about 14 %. Compared with the distribution of Syringocapsinae, they are not strictly limited to the chert layers.

Other forms are only identified in samples with at least partly preserved tests. As in three samples from the chert layers only internal casts of nassellarians are preserved, multicyrtid forms with more than 5 segments are grouped together as undetermined Nassellaria. In the fine-grained limestone samples the portions of these groups never exceed 8 % of the radiolarian fauna. Another minor radiolarian faunal element in the fine-grained limestones are the Poulpidae (*Saitoum*), with a maximum portion of 3 %.

7. Palaeoecology

Radiolaria in the Late Jurassic are mainly reported from deep marine sediments of the Tethyan realm (e.g. BAUMGARTNER 1984; BAUMGARTNER et al. 1995b). Shallow marine occurrences are so far only known from the Russian platform (e.g. BRAGIN 1997; KOZLOVA 1972), and from some localities on the Franconian Alb (KIESSLING 1997; ZÜGEL 1997). Especially the latter occurrences can be compared with the Nusplingen radiolarians, showing some common characters as well as distinct differences.

A main common feature is the high frequency of Williriedellidae DUMITRICA in both the Oxfordian of the Franconian Alb (KIESSLING 1997) and the latest Kimmeridgian of the Swabian Alb, even taking into account their high resistance against corrosion (KIESSLING 1997). Moreover, the radiolarian fauna of the Moernsheim Formation in the Lower Tithonian of the Franconian Alb is largely dominated by Williriedellidae (ZÜGEL 1997; ZÜGEL, in prep.). Therefore, this group can be interpreted as autochthonous faunal element, living in the upper part of the water column in the neritic realm.

In contrast to the Williriedellidae, the Syringocapsinae are restricted to coarse-grained turbidite layers in the Nusplingen Lithographic Limestone. High diversity and abundance of Syringocapsinae at least point to a parautochthonous origin. Comparable occurrences of this group are reported from the Northern Limestone Alps (STEIGER 1992).

The faunal composition is generally Tethyan, with only very rare *Praeparvicingula*, a genus regarded as a characteristic faunal element of the Boreal realm (PESSAGNO et al. 1993, HULL 1995). On the other hand, Pantanellidae as characteristic elements of the Central Tethyan Province (PESSAGNO et al. 1993) were not found in the Nusplingen samples. Compared to the radiolarian fauna from the Lower Tithonian Moernsheim Formation of the Franconian Alb (ZÜGEL 1997, ZÜGEL, in prep.), the faunal composition in Nusplingen is less diverse.

Radiolarian faunas in the Upper Kimmeridgian from the Nusplingen area as well as in the Lower Tithonian from the Solnhofen area may indicate transgressive trends with immigration of Tethyan faunal elements, as stated by RIEGRAF (1986, 1987) for Callovian radiolarian occurrences from the Swabian Alb. Rich radiolarian assemblages in the Moernsheim Formation are correlated with a transgressive trend above the Solnhofen Formation (ZÜGEL 1997), as indicated by ammonites and nannoplankton distribution (Keupp 1977). Radiolarian occurrences in the Nusplingen Lithographic Limestone can be correlated with an immigration of some Tethyan faunal elements, especially ammonites (*Hybonoticeras*, *Streblites*) and cuttlefishes, in the Late Kimmeridgian of the Swabian Alb. Chert layers with abundant radiolarians are restricted to the lower part of the Nusplingen Lithographic Limestone, whereas the regressive upper part is virtually free of cherts.

On the other hand, radiolarian distribution reflects preservational patterns, as discussed by Kiessling (1997). On the Swabian and Franconian Alb highly diverse radiolarian occurrences with siliceous preservation are bound to strata with exceptional preservation of vertebrate fossils, as the Nusplingen Lithographic Limestone (see Dietl et al. 1995, 1996, 1997) and the Moernsheim Formation (Barthel et al. 1990). Apart from these occurrences, preservation of radiolarians is achieved by pyritization, as described by Kiessling (1997) from the Oxfordian of the Franconian Alb.

8. Stratigraphy

Ammonite faunas indicate a Late Kimmeridgian age for the Nusplingen Lithographic Limestone (Schweigert et al. 1996; Schweigert & Zeiss 1998, in press). Schweigert et al. (1996) presented a high resolution biostratigraphy of the Beckeri Zone, with a correlation across the Tethyan Sea. The Nusplingen Lithographic Limestone is placed in the Ulmense Subzone (index: *Lithacoceras ulmense*), and comprise the *zio-wepferi* horizon β and the *hoelderi* ammonite horizons.

According to the concept of radiolarian biostratigraphy with Unitary Association Zones (UAZones 95 by Baumgartner et al. 1995b), the biostratigraphic range of the Nusplingen Lithographic Limestone falls within UAZone 11 – Late Kimmeridgian to Early Tithonian.

As the Nusplingen material only contains a small selection of clearly determinable radiolarian species from the catalogue of Baumgartner et al. (1995a), the above mentioned correlation cannot be surely verified. Moreover, the co-occurrence of *Loopus primitivus* (Matsuoka & Yao), *Archaeodictyomitra minoensis* (Mizutani), *Protunuma japonicus* Matsuoka & Yao, *Cinguloturris cylindra* Kemkin & Rudenko, and *Eucyrtidiellum pyramis* (Aita) rather points to UAZone 12 – Early to early Late Tithonian (cf. Baumgartner et al. 1995a, 1995b). Therefore, it is suggested that the biostratigraphic ranges of *Cinguloturris cylindra* Kemkin & Rudenko, and *Eucyrtidiellum pyramis* (Aita) have to be slightly expanded downwards to UAZone 11 – Late Kimmeridgian to Early Tithonian. Typical forms of *Pyramispongia barmsteinensis* (Steiger) appear in UAZone 13 (Baumgartner et al. 1995a), the specimens from the Late Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone may represent a very early form with still a rather spherical than a clearly tetrahedral central test.

9. Systematic Palaeontology

Remarks. – The systematic framework is adopted from Dumitrica (1995), slightly modified after Dumitrica (*in*: Dumitrica et al. 1997). Full synonymy until 1992 of most species listed below is to be found in the catalogue of Baumgartner et al. (1995a). Due to partly poor preservation of the material only a small part of the taxa is determined on species level. Some internal casts are only described on the level of families or subfamilies.

Class Radiolaria MÜLLER 1858
Order Polycystina EHRENBERG 1838
Suborder Spumellaria EHRENBERG 1875
Superfamily Actinommacea HAECKEL 1862
Family Astrosphaeridae HAECKEL 1887

Astrosphaeridae gen. et sp. indet.

Pl. 1, figs. 1–5

Description. – Internal casts of double-shelled tests. Inner shell (macrosphere) often filled by the siliceous cast. Pores of the inner shell preserved as short pore casts. Outer part of the cast with triradiate pores corresponding to triradiate beams. Surface of well preserved casts (Pl. 1, fig. 1) with nop-like extensions representing pores of the outer (cortical) shell.

Remarks. – As a comparison to the cast preservation of the Nusplingen specimens, a related test from the Lower Tithonian of the Solnhofen area is shown on Pl. 1, fig. 5.

Material: 30 specimens from samples GK-cl (typical there), Pk5-ucl, Pk6–15-25.

Superfamily Spongodiscacea HAECKEL 1862

Family Cavaspongiidae PESSAGNO 1973

Genus *Pyramispongia* PESSAGNO 1973

Type species: *Pyramispongia magnifica* PESSAGNO 1973.

Pyramispongia barmsteinensis (STEIGER 1992)

Pl. 1, fig. 6

* 1992 *Nodotetraedra barmsteinensis* n. sp. – STEIGER, p. 33, pl. 4, figs. 9–14.
1995a *Pyramispongia barmsteinensis* (STEIGER). – BAUMGARTNER et al., p. 464, pl. 6109, figs. 1–4.
1997 *Pyramispongia barmsteinensis* (STEIGER). – ZÜGEL, p. 202 , fig. 4.13.

Remarks. – Only three of the large spines at the rounded corners of the tetrahedral spongy shell are partly preserved. The figured Nusplingen specimen possesses additional smaller spines as described by STEIGER (1992) and ZÜGEL (1997).

Material: 2 specimens from sample GK-cl, Eg-bll.

Family Pseudoaulophacidae RIEDEL 1967 emend. DUMITRICA 1997

Genus *Alievium* PESSAGNO 1972

Type species: *Theodiscus superbus* SQUINABOL 1914.

Alievium (?) sp.

Pl. 1, fig. 7

1991 *Alievium* (?) sp. A. – CONTI & MARCUCCI, p. 793, pl. 1, fig. 6.

Description. – Lense-shaped spherical to rounded triangular shell composed of an irregular spongy meshwork. Three solid spines in a regularly triangular arrangement, composed of narrowly rounded blades and broad longitudinal grooves. Additional small spines (thorns) with triradiate bases, needle-shaped and sharply pointed at the end, arise from the equatorial plane of the shell.

Remarks. – The Nusplingen specimens are comparable to *Alievium* (?) sp. A of CONTI & MARCUCCI (1991). As the characteristic initial skeleton of the genus *Alievium* (DUMITRICA 1997) has not been investigated in this species, the generic assignment remains provisional.

Material: 2 specimens from sample GK-cl.

Suborder Nassellaria EHRENBERG 1875
Family Poulpidae DE WEVER 1981

Genus *Saitoum* PESSAGNO 1977

Type species: *Saitoum pagei* PESSAGNO 1977a.

Saitoum sp. aff. *S. pagei* PESSAGNO 1977
Pl. 1, figs. 8- 9

aff. 1977a *Saitoum pagei* n. sp. – PESSAGNO, p. 98, pl. 12, figs. 11–14.
aff. 1995a *Saitoum pagei* PESSAGNO. – BAUMGARTNER et al., p. 486, pl. 3020, figs. 1–4. – [Full synonymy]

Remarks. – Only weak triradiation of the feet in the Nusplingen specimens compared the holotype of PESSAGNO (1977a).

Material: 3 specimens from samples GK-cl, Eg-bll, Nq-MG.

Saitoum sp. aff. *S. dercourti* WIDZ & DE WEVER
Pl. 1, fig. 10

aff. 1993 *Saitoum dercourti* n. sp. – WIDZ & DE WEVER, p. 85, pl. 1, fig. 17.

Remarks. – This species differs from *Saitoum dercourti* WIDZ & DE WEVER in lacking the characteristic protrusions and incisions of the collar. Pore frames in the Nusplingen specimens form tubercles, not developed in the type material.

Material: 7 specimens from samples GK-cl, Eg-bll, Nq-MG.

Family Williriedellidae DUMITRICA 1970

Genus *Complexapora* KIESSLING 1992

Type species: *Complexapora tirolica* KIESSLING 1992.

Complexapora tirolica KIESSLING 1992
Pl. 2, fig. 1

* 1992 *Complexapora tirolica* n. sp. – KIESSLING *in*: KIESSLING & ZEISS, p. 191, pl. 1, figs. 1–9; pl. 2, figs. 1–2.
1997 *Complexapora tirolica* KIESSLING. – KIESSLING, p. 39, pl. 6, fig. 10.

Remarks. – Apart from the increasing pore sizes and the diagonal arrangement of the pores in the abdominal segment, the Nusplingen specimens accord well to the material of KIESSLING (*in*: KIESSLING & ZEISS 1992; KIESSLING 1997).

Material: About 30 specimens from samples Pk6–25-30, Eg-bll, Nq-MG.

Complexapora sp.

Pl. 2, fig. 2

1997 *Cryptamphorella macropora* DUMITRICA. – ZÜGEL, p. 202, fig. 5.2.

Remarks. – *Complexapora* sp. differs from *Complexapora tirolica* KIESSLING in having a larger cephalis in relation to the postcephalic test, and a transversal pore row between cephalis and thorax. As a result of the rapidly increasing diameter in the proximal part of the abdomen, the sutural pore is directed to the apical part of the test.

Material: About 10 specimens from samples Pk6–25-30, Nq-MG.

Genus *Zhamoidellum* DUMITRICA 1970

Type species: *Zhamoidellum ventricosum* DUMITRICA 1970.

Zhamoidellum sp. aff. *Z. ovum* DUMITRICA 1970

Pl. 2, fig. 3

aff. *1970 *Zhamoidellum ovum* n. sp. – DUMITRICA, p. 79, pl. 9, figs. 52a-b, 53–54.
aff. 1995a *Zhamoidellum ovum* DUMITRICA. – BAUMGARTNER et al., p. 656, pl. 4079, figs. 1–2, 4–6, non fig. 3. – [Full synonymy]
aff. 1997 *Zhamoidellum ovum* DUMITRICA. – KIESSLING, p. 40, pl. 6, fig. 13.

Remarks. – Irregular thoracal ridges in the Nusplingen specimens differ from the rather regular pore frames of the specimens figured and described by DUMITRICA (1970) and BAUMGARTNER et al. (1995a).

Material: Several hundred specimens from samples Pk6–25-30, Eg-bll, Nq-MG. Only few specimens from samples GK-cl, Pk5-lcl, Pk5-ucl, PK6–15-25 due to predominant internal cast preservation.

Genus *Williriedellum* DUMITRICA 1970

Type species: *Williriedellum crystallinum* DUMITRICA 1970.

Williriedellum sp. 1

Pl. 2, figs. 4–5

Description. – Tricyrtid shell with poreless cephalis and porous thorax and abdomen. Cephalis without apical horn, collar stricture indefinite, but marked by a transverse row of small pores. Abdomen cherry-shaped, with a flattened proximal part and a slightly pointed terminal part. Central terminal part with a slightly protruding aperture.

Remarks. – The gross morphology of the Nusplingen specimens is comparable to *Williriedellum carpathicum* DUMITRICA, but lacks a distinct aperture tube. Moreover, a sutural pore is not found in the Nusplingen specimens, probably for reasons of preservation.

Material: 2 specimens from samples GK-cl, Pk6–25-30.

Williriedellum sp. 2
Pl. 2, fig. 6

Description. – Internal cast composed of three segments. Cephalic cast with oblique longitudinal groove as imprint of the apical spine. Thorax of about double the size of the cephalis, distinctly separated by a collar ring. Surface of the thoracal cast with imprints of dolomite crystals. Proximal part of the abdominal cast depressed due to a slight depression of the thorax into the abdominal cavity. Large inflated abdominal segment with regularly arranged pore casts and a cast of the terminal aperture.

Remarks. – *Williriedellum* is the only genus among the tricyrtid Williriedellidae in the Jurassic described with a terminal aperture (Dumitrica 1970), allowing the determination of even internal casts.

Material: 3 specimens from samples GK-cl, Pk6–25-30.

Williriedellidae gen. et sp. indet.
Pl. 2, fig. 7–8

Description. – Internal cast composed of three segments. Cephalic cast with a smaller hemispherical part on the top, separated from the lower part by two horizontal arches, originating in the apical spine. A distinct longitudinal groove on one side of the cephalic cast represents the apical spine. Collar ring represented by a deep incision between cephalis and thorax. Thoracal cast inverted conical, with few small pore casts. Proximal part of the abdominal cavity depressed, as a result of a thoracal encasement. Large inflated abdominal cast covered with large pore casts, without cast of a terminal aperture.

Remarks. – These internal casts are the most frequent forms in samples with internal cast preservation. The thoracal depression into the abdominal cavity characterizes Williriedellidae Dumitrica. The absence of an aperture cast suggests an assignment to either *Complexapora* Kiessling or *Zhamoidellum* Dumitrica. However, horizontal branches of the apical spine have so far not been mentioned in this family.

Material: Several hundred specimens from samples GK-cl, Pk5-ucl, Pk5-lcl, Pk6–25-30.

Family Sethocapsidae Haeckel 1881

Genus *Sethocapsa* Haeckel 1881

Type species: *Sethocapsa cometa* (Pantanelli) *in*: Rüst 1885.

Remarks. – Four-segmented closed cyrtids with a large last segment are assigned to *Sethocapsa* Haeckel, according to the proposal by Dumitrica (1995) and the catalogue by Baumgartner et al. (1995a).

Sethocapsa sp. aff. *S.* (?) *zweilii* Jud 1994
Pl. 2, fig. 9

aff. 1986 *Sethocapsa lagenaria* Wu & Li. – Aita & Okada, p. 116, pl. 3, fig. 11.
aff. *1994 *Sethocapsa* (?) *zweilii* n. sp. – Jud, p. 106, pl. 20, figs. 12–14.
aff. 1995a *Sethocapsa* (?) *zweilii* Jud. – Baumgartner et al., p. 504, pl. 5464, figs. 1–4.
aff. 1997 *Minocapsa horokanaiensis* (Kawabata). – Hull, p. 148, pl. 38, figs. 2–3, 7.

Remarks. – Due to poor preservation of the Nusplingen specimens, the existence of pores in the thorax cannot be verified clearly. *Sethocapsa* (?) *zweilii* is described without thoracal pores (Jud 1994). The postabdominal segment in the type material is more inflated.

Material: 7 specimens from samples GK-cl, Eg-bll.

Sethocapsa sp. 1

Pl. 2, fig. 10

Description. – Test of four segments, the first three segments forming a widely conical portion without distinctly incised strictures. Proximally flattened part of the postabdominal segment distinctly separated from the first three segments by a deeply incised stricture. The pattern of pores in the first three segments is completely overprinted by re-crystallization. Postabdominal segment with large hexagonal pore frames, surrounding large rounded pores.

Remarks. – The general morphology with a wide conical part of three segments and a distinctly separated large postabdominal segment is comparable to several species of *Sethocapsa*, e.g. *Sethocapsa uterculus* (Parona) or *Sethocapsa simplex* Taketani.

Material: 2 specimens from samples GK-cl, PK6–25-30.

Sethocapsa sp. 2

Fig. 5; Pl. 2, figs. 11–12

Description. – Internal cast composed of four segments, with the first three segments (cephalis, thorax, abdomen) forming an apical cone. Postabdominal segment large, spherical, covered with diagonally arranged pore casts. Cephalis double-chambered, with a transverse partial septum (VB in Foreman 1966, OS in the pre-

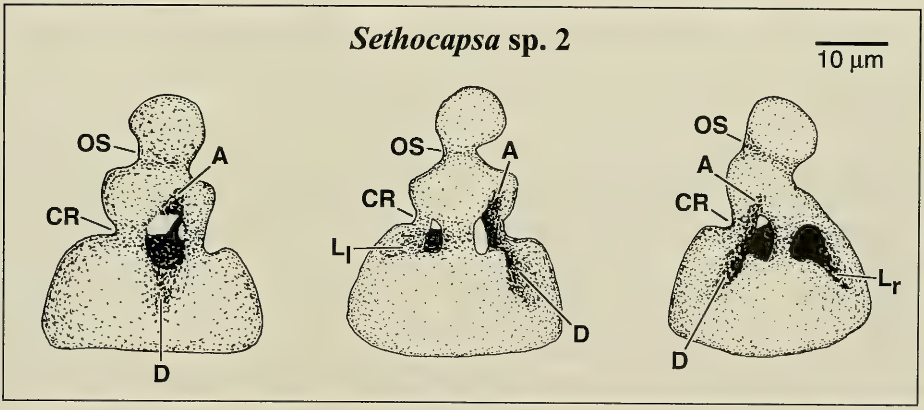


Fig. 5. *Sethocapsa* sp. 2, internal cast of the cephalothorax with double-chambered cephalis. Different views, with interpretation of the skeletal elements preserved as negative forms. – Abbreviations: A = apical spine; D = dorsal spine; L_r = right primary lateral spine; L_l = left primary lateral spine; OS = oblique septum dividing cephalic cavity into two superposed chambers; CR = collar ring as division between cephalis and thorax.

sent work) between the small upper chamber and the larger lower chamber. Lower chamber of the cephalis with four gates representing a cross-like arrangement of the median bar (MB) with the ventral spine (V) and the dorsal spine (D) on opposite sides, and two primary lateral spines (L_r, L_l). Separation of the cephalis from the thorax by a collar ring. A short groove directed to the apex and ending just below the septum of the chambers represents the apical spine (A). The distal parts of the primary lateral spines (L_r, L_l) and the dorsal spine (D) are visible as incisions in the proximal part of the thoracal cast. Internal casts of the thorax and the abdomen disc-shaped, with distinct separations.

Remarks. – The double-chambered cephalis of *Sethocapsa* sp. 2 is comparable to the *Yamatoum*-type structure (Takemura 1986), normally realised in the Amphipyndacidae Riedel (1967). Compared to *Amphipyndax* Foreman the first cephalic chamber of *Sethocapsa* sp. 2 is distinctly smaller, as discussed for Jurassic double-chambered cephalic structures by Takemura (1986). The same structures were found in the Parvicingulidae (Dumitrica in Dumitrica et al. 1997, and this work) and Syringocapsinae (Dumitrica 1995, and this work). Among Cretaceous forms with double-chambered cephalis, *Siphonocampium* ? *davidi* Schaaf (cf. Schaaf 1984: 102–103) seems to be very closely related to *Sethocapsa* sp. 2. Both forms have four segments, the last segment being largely inflated.

Material: 1 complete internal cast from sample GK-cl. About 50 specimens of internal casts without preserved cephalis from samples GK-cl, Pk6–15-25, Pk5-lcl, Pk5-ucl.

Family Xitidae Pessagno 1977

Genus *Xitus* Pessagno 1977

Type species: *Xitus plenus* Pessagno 1977b.

Xitus sp.

Pl. 3, fig. 1

Description. – Test of four to five segments, with cephalis and thorax distinctly separated by broad intersegmental strictures. Cephalis with a short apical horn and a short ventral spine. Tubercles on the segments and in the intersegmental zones connected by a system of complex ridges, starting from the abdominal segment. Finely porous inner wall layer visible between the ridges. Distal part of the fourth segment tapering, with constricted round aperture. Insertion of a thin-walled fifth segment, represented by a finely porous terminal tube on the egde of the fourth segment.

Remarks. – Tubercles on both segments and intersegmental spaces are characteristic for *Xitus* Pessagno and *Pseudoxitus* Wu & Pessagno (cf. Dumitrica *in*: Dumitrica et al.1997). The prolongation of the ventral spine is comparable to the genus *Hsuum* Pessagno as described for *Hsuum feliformis* (Jud 1994). Widely spaced ridges with only few tubercles as well as the distinctly incised intersegmental zones in the Nusplingen specimen are comparable to *Xitus singularis* Hull 1997.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Family Pseudodictyomitridae PESSAGNO 1977

Genus *Loopus* YANG 1993

Type species: *Pseudodictyomitra primitiva* MATSUOKA & YAO 1985.

Loopus primitivus (MATSUOKA & YAO 1985)

Pl. 3, figs. 2–3

* 1985 *Pseudodictyomitra primitiva* n. sp. – MATSUOKA & YAO, p. 131, pl. 1, figs. 1–6, pl. 3, figs. 1–4.
1993 *Loopus primitivus* (MATSUOKA & YAO). – YANG, p. 125, pl. 23, figs. 5–6, 13, 21.
1995a *Pseudodictyomitra primitiva* MATSUOKA & YAO. – BAUMGARTNER et al., p. 454, pl. 3189, figs. 1–5.
1997 *Loopus primitivus* (MATSUOKA & YAO). – HULL, p. 91, pl. 36, figs. 13, 16.

Remarks. – Morphologic varieties of the Nusplingen specimens according to MATSUOKA & YAO (1985) with rounded conical forms (MATSUOKA & YAO 1985, pl. 1, figs. 1–4; HULL 1997, pl. 36, fig. 13) and conical forms (MATSUOKA & YAO 1985, pl. 1, fig. 5–6; HULL 1997, pl. 36, fig. 16).

Material: 3 specimens from samples GK-cl, Pk6–15-25.

Loopus doliolum DUMITRICA 1997

Pl. 3, fig. 4

* 1997 *Loopus doliolum* n. sp. – DUMITRICA *in*: DUMITRICA et al., p. 30, pl. 5, figs. 3, 5, 14.

Remarks. – Apart from the lack of the last segments with decreasing diameters, the Nusplingen specimen accords well with the material of DUMITRICA (*in*: DUMITRICA et al. 1997).

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Genus *Pseudodictyomitra* PESSAGNO 1977

Type species: *Pseudodictyomitra pentacolaensis* PESSAGNO 1977b.

Pseudodictyomitra sp. 1

Pl. 3, fig. 5

Description. – Test conical, composed of ten segments. First three segments constantly increase in diameter, forming an apical cone. Following segments distinctly separated by intersegmental grooves. Distinct costae closely spaced on the segments, interrupted by two transversal rows of pores in the intersegmental zones. Distal pore row mostly with mostly pores (pseudo-pores). Last segment constricted, without costae.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Pseudodictyomitra sp. 2

Pl. 3, fig. 6–7

1997 *Pseudodictyomitra carpatica* (LOZYNIAK). – ZÜGEL, p. 204, fig. 5.5.

Description. – This species differs from *Pseudodictyomitra* sp. 1 in the slightly reduced number of massive costae.

Remarks. – According to the more narrow definition by Dumitrica (*in*: Dumitrica et al. 1997), the Nusplingen species as well as the specimen described from the Lower Tithonian Moernsheim Formation (Zügel 1997) cannot be assigned to *Pseudodictyomitra carpatica* (Lozyniak).

Material: 2 specimens from samples GK-cl, Pk6–15-25.

Family Archaeodictyomitridae Pessagno 1976

Genus *Archaeodictyomitra* Pessagno 1976

Type species: *Archaeodictyomitra squinaboli* Pessagno 1976.

Archaeodictyomitra apiarium (Rüst 1885)

Pl. 3, fig. 8

- * 1885 *Lithocampe apiarium* n.sp. – Rüst, p. 314, pl. 39(14), fig. 8.
- 1971 cf. *Dictyomitra* sp. – Schairer, p. 50, fig. 23.
- 1995a *Archaeodictyomitra apiarium* (Rüst). – Baumgartner et al., p. 98, pl. 3263, figs. 1–7. – [Full synonymy]
- 1997 *Archaeodictyomitra apiarium* (Rüst). – Dumitrica *in*: Dumitrica et al., p. 38, pl. 7, fig. 7.

Material: 5 specimens from samples Pk6–15-25, Pk5-ucl, Nq-MG.

Archaeodictyomitra minoensis (Mizutani 1981)

Pl. 3, fig. 9

- * 1981 *Pseudodictyomitra minoensis* n. sp. – Mizutani, p. 178, pl. 58, fig. 4; pl. 63, figs. 9–10.
- 1985 *Archaeodictyomitra minoensis* (Mizutani). – Matsuoka & Yao, pl. 2, fig. 5.
- 1995a *Archaeodictyomitra minoensis* (Mizutani). – Baumgartner et al., p. 104, pl. 3305, figs. 1–5. – [Full synonymy]
- 1997 *Archaeodictyomitra minoensis* (Mizutani). – Dumitrica *in*: Dumitrica et al., p. 40, pl. 9, figs. 2–3.
- 1997 *Archaeodictyomitra minoensis* (Mizutani). – Zügel, p. 204, fig. 5.6–5.7.

Material: 6 specimens from samples Pk6–25-30, Pk6–15-25, Eg-bll, Nq-MG.

Archaeodictyomitra shengi Yang 1993

Pl. 3, fig. 10

- * 1993 *Archaeodictyomitra shengi* n. sp. – Yang, p. 111, pl. 19, figs. 2, 11; pl. 20, fig. 1.

Remarks. – The Nusplingen specimen shows 11 costae visible on one side on the distal part of the test, comparable to one of the paratypes of Yang (1993, pl. 19, fig. 11), although Yang described 13–16 costae (Yang 1993: 111). However, the outline of the Nusplingen specimen accords well to the type material.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Archaeodictyomitra sixi Yang 1993

Pl. 3, figs 11–12

- * 1993 *Archaeodictyomitra sixi* n. sp. – Yang, p. 112, pl. 19, figs. 3, 19; pl. 20, figs. 9–10, 19.
- 1997 *Archaeodictyomitra sixi* Yang. – Hull, p. 79, pl. 32, fig. 5.

Remarks. – The Nusplingen specimens show variations from slender to inflated tests as described and figured by Yang (1993).

Material: 10 specimens from samples GK-cl, Nq-MG.

Family Theoperidae Haeckel 1881 emend. Riedel 1967 emend. Takemura 1986

Genus *Phalangites* O'Dogherty 1994

Type species: *Phalangites calamus* O'Dhogherty 1994.

Phalangites sp.

Pl. 3, figs. 13–14

Description. – Long spindle-shaped internal cast composed of a short proximal portion with 3 segments and a very long distal segment. All segments separated by deep constrictions. Cephalic cast globular, with four holes visible on the dorsal part, representing the apical spine (A), dorsal spine (D) and two secondary lateral spines (l_r, l_l). Thoracal and abdominal casts trapezoidal, slowly increasing in diameter. Long distal segment cylindrical in the proximal part, slowly tapering distally. Surface of the thoracal and abdominal casts with small pore casts, postabdominal segment with large pore casts arranged in longitudinal rows.

Remarks. – Segmentation of the short apical part contrasting with the very long last segment accords well to either *Phalangites sceptrum* (Jud) or *Phalangites acus* (Jud). However, an internal cast of *Phalangites sceptrum* (Jud) figured by Dumitrica (*in*: Dumitrica et al. 1997, pl. 13, fig. 8) is clearly different from the Nusplingen casts in exhibiting an indistinctly separated cephalothorax. The same structure can be inferred from the conical shape of the apical test in *Phalangites acus* (Jud).

Material: 2 specimens from sample GK-cl.

Genus *Protunuma* Ichikawa & Yao 1976

Type species: *Protunuma fusiformis* Ichikawa & Yao 1976.

Protunuma japonicus Matsuoka & Yao 1985

Pl. 3, fig. 15

* 1985 *Protunuma japonicus* n.sp. – Matsuoka & Yao, p. 130, pl. 1, figs. 11–15; pl. 3, figs. 6–9.
1995a *Protunuma japonicus* Matsuoka & Yao. – Baumgartner et al., p. 434, pl. 3292, figs. 1–8. – [Full synonymy]
1997 *Protunuma japonicus* Matsuoka & Yao. – Chiari et al., pl. 3, fig. 17.
1997 *Protunuma japonicus* Matsuoka & Yao. – Zügel, p. 204, fig. 5.8.
1997 *Protunuma japonicus* Matsuoka & Yao. – Hull, p. 156, pl. 43, figs. 8, 14–15.

Remarks. – Slender spindle-shaped variation with longitudinal pore rows recrystallized.

Material: 3 specimens from samples GK-cl, Pk5-lcl, Nq-MG.

Genus *Stichomitra* Cayeux 1897

Type species: *Stichomitra bertrandi* Cayeux 1897.

Stichomitra sp.

Pl. 3, fig. 16

Description. – Test conical, composed of 4 well distinct segments. Cephalis globular, imperforate, without or with only a very small apical horn. Collar stricture with few small pores. Following segments with a regular increase both in height and in width. Maximum diameter in the proximal central part of the segments, slowly tapering to the deep intersegmental constrictions. Each post-cephalic segment with small pores surrounded by pore rims. Apart from one transversal row of pores in the constricted intersegmental zones, pores are rather irregularly distributed on the surface of the test. Distal part of the last preserved segment with rests of a fifth (terminal) segment.

Remarks. – The number of segments with distinct constrictions in the Nusplingen specimens accord with *Stichomitra doliolum* AITA. It differs from this species in the fourth segment being distinctly smaller in respect to the first three segments.

Material: 6 specimens from samples GK-cl, Eg-bll, Nq-MG.

Family Eucyrtidiellidae TAKEMURA 1986

Genus *Eucyrtidiellum* BAUMGARTNER 1984

Type species: *Eucyrtidium* (?) *unumaensis* YAO 1979.

Eucyrtidiellum pyramis (AITA 1986)

Pl. 3, figs. 17–18

* 1986 *Eucyrtidiellum* (?) *pyramis* n. sp. – AITA *in*: AITA & OKADA, p. 109, pl. 6, figs. 8–13; pl. 7, fig. 1a-b.
1987 *Eucyrtidiellum pyramis* (AITA). – AITA, p. 65, pl. 14, fig. 2.
1995a *Eucyrtidiellum pyramis* (AITA). – BAUMGARTNER et al., p. 216, pl. 3019, figs. 1–2. – [Full synonymy]
1997 *Eucyrtidiellum* sp. cf. *E. pyramis* (AITA). – CHIARI et al., pl. 2, fig. 15.
1997 *Eucyrtidiellum pyramis* (AITA in AITA & OKADA). – ZÜGEL, p. 204, figs. 5.9–5.10.

Remarks. – Complete specimens with a porous terminal tube (cf. ZÜGEL 1997, figs. 5.9–5.10.). Some specimens are more inflated compared to the holotype (AITA *in*: AITA & OKADA 1986). The occurrence of this species in the Late Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone is below the first appearance in the Early Tithonian reported by BAUMGARTNER et al. (1995a, 1995b).

Material: 8 specimens from samples GK-cl, Pk6–15-25, Nq-MG.

Family Canoptidae PESSAGNO *in*: PESSAGNO & POISSON 1979

Genus *Cinguloturris* DUMITRICA 1982

Type species: *Cinguloturris carpathica* DUMITRICA *in*: DUMITRICA & MELLO 1982.

Cinguloturris cylindra KEMKIN & RUDENKO 1993

Pl. 4, fig. 1

* 1993 *Cinguloturris cylindra* n. sp. – KEMKIN & RUDENKO, p. 116, text-fig. 1b; pl. 2, figs. 3, 9–15.

1995a *Cinguloturris cylindra* KEMKIN & RUDENKO. – BAUMGARTNER et al., p. 144, pl. 6101, figs. 1–4. – [Full synonymy]
1997 *Cinguloturris cylindra* KEMKIN & RUDENKO. – ZÜGEL, p. 206, figs. 5.11–5.12.

Remarks. – Incomplete specimens with 6–7 segments, costae mostly corroded. The occurrence of this species in the Late Kimmeridgian Nusplingen Lithographic Limestone is below the first appearance in the Early Tithonian reported by BAUMGARTNER et al. (1995a, 1995b).

Material: 6 specimens from samples GK-cl, Pk6–25-30, Nq-MG.

Family Parvicingulidae PESSAGNO 1977 emend. DUMITRICA 1995
Subfamily Parvicingulinae PESSAGNO 1977

Genus *Mirifusus* PESSAGNO 1977 emend. BAUMGARTNER 1984

Type species: *Mirifusus guadalupensis* PESSAGNO 1977a.

Mirifusus dianae (KARRER 1867)

Pl. 4, figs. 2–3

* 1867 *Lagena dianae* n. sp. – KARRER, p. 365, pl. 3, figs. 8a-b.
1991 *Mirifusus dianae* (KARRER). – DUMITRICA & DE WEVER, p. 553–557, figs. 1, 2a-b.
1995a *Mirifusus dianae minor* BAUMGARTNER. – BAUMGARTNER et al., p. 314, pl. 3286, figs. 1–5.
1997 *Mirifusus dianae* (KARRER). – DUMITRICA *in*: DUMITRICA et al. 1997, p. 52, pl. 11, fig. 8.

Remarks. – The relatively short apical cone and the strongly inflated central part of both the internal casts and the calcified specimens point to *Mirifusus dianae* (KARRER). Internal casts from Nusplingen show two rows of tubercles as representatives of pore rows comparable to an internal cast of a specimen figured by DUMITRICA (*in*: DUMITRICA et al. 1997, pl. 11, fig. 8). *Mirifusus dianae* (KARRER) is distinguished from other species of *Mirifusus* PESSAGNO by having only two transversal rows of pores on each segment.

Material: 4 specimens from samples Nu 250, GK-cl.

Genus *Praecaneta* PESSAGNO, BLOME & HULL 1993

Type species: *Ristola decora* PESSAGNO & WHALEN 1982.

Praecaneta (?) sp.

Pl. 4, fig. 4

Description. – Conical test, composed of 8 segments. Globular cephalis, thorax, and abdomen form an apical cone. Separation of segments in the apical cone by transversal pore rows. Postabdominal segments slowly increase in diameter. Segments are separated by "H-link" circumferential ridges. Pores of the median pore row in each segment small, mostly closed by re-crystallization.

Remarks. – The apical portion of the test and the robust "H-link" circumferential ridges accord with the definition of the genera *Praecaneta* PESSAGNO, BLOME & HULL and *Caneta* PESSAGNO, BLOME & HULL. As the most distal part is not preserved in the Nusplingen specimen, the assignment to *Praecaneta* is provisional.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Genus *Praeparvicingula* PESSAGNO, BLOME & HULL 1993

Type species: *Parvicingula profunda* PESSAGNO & WHALEN 1982.

Praeparvicingula holdsworthi (YANG 1993)

Pl. 4, fig. 5

* 1993 *Parvicingula holdsworthi* n. sp. – YANG, p. 119, pl. 22, figs. 5–6, 16, 20.
1995 *Praeparvicingula holdsworthi* (YANG). – HULL, p. 38, pl. 5, figs. 3, 11.

Remarks. – Apical cone and strong circumferential ridges of the Nusplingen specimen accord well to the type material of the species (YANG 1993).

Material: 1 specimen from sample Nq-MG.

Genus *Ristola* PESSAGNO & WHALEN 1982

Type species: *Parvicingula* (?) *procera* PESSAGNO 1977a.

Ristola sp.

Pl. 4, fig. 6

Description. – Long slender internal cast with about 35 segments preserved. At least cephalothorax missing in the proximal part. Distal part with an indistinctly separated cast, that may represent a terminal tube. Proximal third of the test with slowly increasing diameters of segments, central and distal part rather cylindrical. Segmental casts disc-shaped, clearly separated by deep constrictions.

Remarks. – The Nusplingen internal cast is comparable to an internal cast figured by DUMITRICA (*in*: DUMITRICA et al. 1997, pl. 11, fig. 7), questionably assigned to *Ristola altissima* (RÜST). Without preservation of at least the apical part of the shell, a specific determination is not possible.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Genus *Tethysetta* DUMITRICA 1997

Type species: *Tethysetta pygmaea* DUMITRICA 1997.

Tethysetta sp. aff. *T. mashitaensis* (MIZUTANI 1981)

Pl. 4, fig. 7

aff. 1981 *Parvicingula mashitaensis* n. sp. – MIZUTANI, p. 176, pl. 57, fig. 7; pl. 58, figs. 1–2.
aff. 1995a *Parvicingula mashitaensis* MIZUTANI. – BAUMGARTNER et al., p. 410, pl. 3245, figs. 1–7. – [Full synonymy]

Description. – Spindle-shaped internal cast, composed of 13 preserved segments, the cephalis missing and the most distal part presumably representing the cast of a terminal tube or of an inverted conical terminal segment. Portion from the thorax down to segment 9 conical, with slightly concave outlines on both sides. Decrease of diameter from segment 10 to 13 continued by the terminal tube or terminal segment, resulting in an inverted rounded cone. Almost complete terminal closure by the end of the terminal tube. Starting from the fourth segment, each cast of the segments with three circumferential rows of small tubercles, corresponding to three pore rows in the shell. Especially in the proximal part of the test, only the median row is clearly visible.

Remarks. – The slender conical form of the proximal test portion accords well with the shell of *Tethysetta mashitaensis* (Mizutani). As no related shell specimens have been found in the Nusplingen material, the internal casts are only provisionally assigned to this species.

Material: 7 specimens from samples GK-cl, Pk5-ucl.

Tethysetta (?) sp.

Fig. 6; Pl. 4, figs. 8–9

Description. – Slender spindle-shaped internal cast, composed of 13 segments. Cephalothorax indistinctly separated from the thorax. Cephalis with the imprint of an oblique septum (OS) dividing the cephalic cavity into two superposed chambers. Larger lower chamber of the cephalic cast with four gates, representing ventral spine (V), two primary lateral spines (L_r, L_l) and dorsal spine (D). A vertical groove opposite to the dorsal spine is interpreted as cast of the apical spine (A). Two secondary lateral spines (l_r, l_l) are represented by small horizontal grooves.

Cast slowly increasing in width down to the seventh segment, then slowly decreasing to the last segment. Last segment shows a long and narrow terminal tube. Starting from the fourth or fifth segment, each cast of the segments with three circumferential rows of small tubercles, corresponding to three pore rows in the shell.

Remarks. – The spindle shaped test with a long and narrow terminal tube is characteristic for the genus *Tethysetta* (Dumitrica *in*: Dumitrica et al. 1997). The double-chambered cephalis with an oblique septum is comparable to the herein described cephalic types of different Syringocapsinae (cf. Dumitrica 1995). An inter-

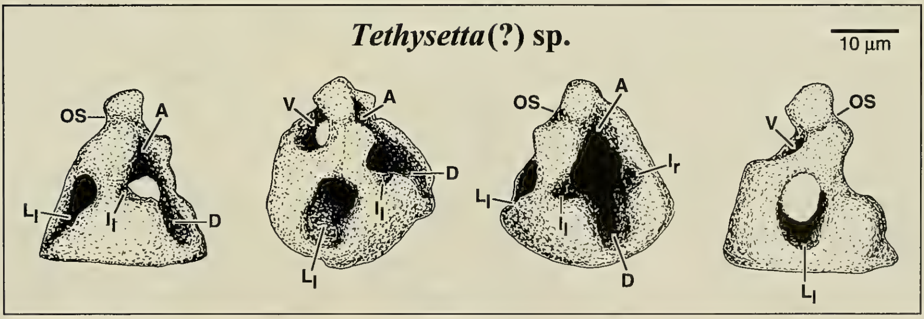


Fig. 6. *Tethysetta* (?) sp., internal cast of the cephalothorax with a double-chambered cephalis. Different views, with interpretations of the skeletal elements preserved as negative forms. – Abbreviations: A = apical spine; V = ventral spine; D = dorsal spine; L_l = left primary lateral spine; l_r = right secondary lateral spine; l_l = left secondary lateral spine; OS = oblique septum dividing cephalic cavity into two superposed chambers.

nal cast of another parvicingulid with the same feature is figured by Dumitrica (*in*: Dumitrica et al. 1997, pl. 9, fig. 15, 20) and compared to that of the family Amphipyndacidae.

Material: 6 specimens from samples GK-cl, Pk5-ucl.

Family Amphipyndacidae Riedel 1967
Subfamily Syringocapsinae Foreman 1973

Genus *Podobursa* Wiśniowski 1889 emend. Foreman 1973

Type species: *Podobursa dunikowskii* Wiśniowski 1889.

Podobursa sp. aff. *P. triacantha* (Fischli 1916)
Pl. 4, fig. 10

aff. 1916 *Theosyringium acanthophorum* Rüst var. *triacanthus*. – Fischli, p. 47, fig. 38.
aff. 1973 *Podobursa triacantha* (Fischli). – Foreman, p. 266, pl. 13, fig. 1.
aff. 1992 *Podobursa triacantha triacantha* (Fischli). – Steiger, p. 72, pl. 19, figs. 12–13.
aff. 1993 *Podobursa triacantha* (Fischli). – Steiger & Steiger, p. 136, pl. 2, figs. 19–22.
aff. 1997 *Podobursa triacantha triacantha* (Fischli). – Zügel, p. 206, fig. 5.15.

Remarks. – The internal casts of the Nusplingen specimens were, composed of four segments, but the cast of the cephalis in the cephalothorax are almost completely corroded. Descriptions of *Podobursa* Wiśniowski are largely based on three segments, because the separation of the cephalis and the thorax is not visible from outside. Some variations of *Podobursa triacantha* (Fischli) possess a modified triangular last segment (cf. Steiger & Steiger 1993, pl. 2, figs. 17, 18) comparable to the shape of the internal casts of the Nusplingen specimens.

Material: 2 specimens from sample GK-cl.

Podobursa (?) sp.
Pl. 4, fig. 11

Description. – Internal casts with four segments. Cephalothorax with double-chambered cephalis, without distinct separation of the cephalis from the thorax. Abdomen short, distinctly separated from the cephalothorax and the postabdomen. Postabdomen large and inflated, with a long internal cast of a terminal tube. Surface of the cephalothoracic cast smooth. Abdominal cast with small pore casts. Cast of the postabdominal segment including the terminal tube with large tubercles corresponding to pores in the shell.

Remarks. – Without preservation of lateral spines on the last segment, *Podobursa* Wiśniowski cannot be distinguished from some species of *Syringocapsa* Neviani. However, the long terminal tube points to *Podobursa*. Most descriptions of species from both genera mention only three segments because a separation of the cephalis and the thorax is not visible from outside.

The cephalic structure visible in the internal cast preservation is of amphipyndacid type, supporting the inclusion of the Syringocapsinae Foreman under the Amphipyndacidae Riedel. This structure is so far known in *Syringocapsa* Neviani, as remarked by Dumitrica (1995).

Material: 10 specimens from sample GK-cl.

Genus *Podocapsa* RÜST 1885 emend. FOREMAN 1973

Type species: *Podocapsa guembeli* RÜST 1885, subsequent designation by CAMPBELL 1954.

Podocapsa amphitreptera FOREMAN 1973

Fig. 7; pl. 4, figs. 12–14

* 1973 *Podocapsa amphitreptera* n. sp. – FOREMAN, p. 267, pl. 13, fig. 11.
1992 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. – STEIGER, p. 61, pl. 17, fig. 1.
1993 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. – STEIGER & STEIGER, p. 135, pl. 1, figs. 1–12, pl. 2, figs. 13–15.
1994 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. – JUD, p. 94, pl. 17, figs. 2–3.
1995a *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. – BAUMGARTNER et al., p. 428, pl. 3171, figs. 1–5. – [Full synonymy]
1997 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. – ZÜGEL, p. 206, fig. 5.17.
1997 *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN. – HULL, p. 110, pl. 43, figs. 1–2, 16–17.

Remarks. – In contrast to the description of three segments by most authors, the internal casts reveal four segments, with a non-separated cephalothorax, followed by a small conical abdomen and a large postabdominal segment.

Description. – Cephalic cast with four gates, representing ventral spine (V), two primary lateral spines (L_r, L_l) and dorsal spine (D). A longitudinal groove directed to the apex represents the apical spine (A). Two shallow grooves on both sides of the dorsal spine cast may be interpreted as casts of the secondary lateral spines (l_r, l_l). The cephalis is divided into two superposed chambers by an oblique septum (OS) comparable to *Syringocapsa* NEVIANI. This character supports the inclusion of the Syringocapsinae FOREMAN under the Amphipyndacidae RIEDEL (cf. DUMITRICA 1995).

The Nusplingen internal casts belong to forms with long slender porous extensions and conical apical tests as figured by STEIGER (1992, pl. 17, fig. 1), STEIGER &

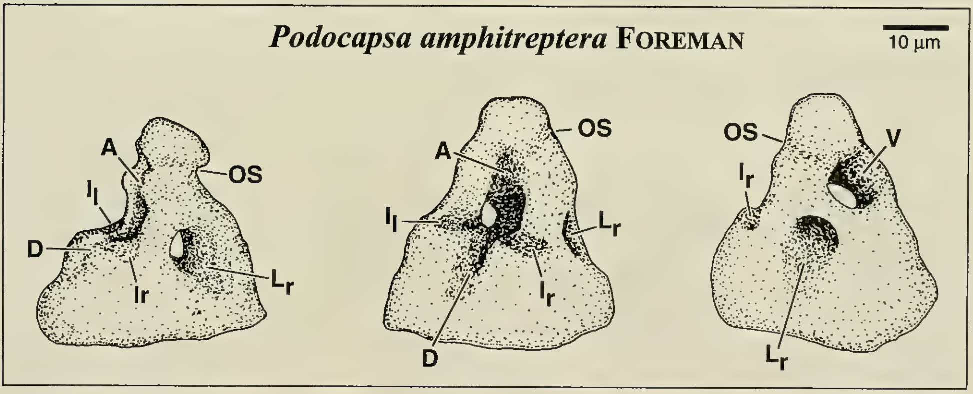


Fig. 7. *Podocapsa amphitreptera* FOREMAN, internal cast of the cephalothorax with a double-chambered cephalis. Different views, with interpretations of the skeletal elements preserved as negative forms. – Abbreviations: A = apical spine; V = ventral spine; D = dorsal spine; L_r = right primary lateral spine; l_r = right secondary lateral spine; l_l = left secondary lateral spine; OS = oblique septum dividing cephalic cavity into two superposed chambers.

Steiger (1993, pl. 1, figs. 5–8), Jud (1994: pl. 17, fig. 3), Baumgartner et al. (1995a, pl. 3171, fig. 3), and Hull (1997, pl. 43, figs. 1–2, 16–17).

Material: 20 specimens from samples GK-cl, Pk5-ucl, Pk5-lcl, Eg-bll.

Genus *Syringocapsa* Neviani 1900

Type species: *Theosyringium robustum* Vinassa 1901.

Syringocapsa sp. aff. *S. lata* Yang 1993

Fig. 8–9; pl. 5, figs. 1–3

aff. *1993 *Syringocapsa lata* n. sp. – Yang, p. 132, pl. 24, figs. 1–2, 16, 20–21; pl. 26, figs. 7, 11, 15.
aff. 1997 *Podobursa lata* (Yang). – Hull, p. 102, pl. 42, fig. 6.

Remarks. – The Nusplingen internal casts accord in proportions of apical part, central inflated part, and terminal tube to *Syringocapsa lata* Yang. Especially the long apical part of the test with four segments and the only moderate inflation of the fifth segment characterise this species.

Description. – Cephalic cast with four gates, representing ventral spine (V), two primary lateral spines (L_r, L_l) and dorsal spine (D). A short groove represents the apical spine (A), and a pair of horizontal grooves indicate the position of the secondary lateral spines (l_r, l_l). The proximal part of the cephalis is constricted from the main part by an oblique septum (OS), thus forming a separate small chamber. This feature justifies the assignment of the Syringocapsinae to the Amphipyndacidae (Dumitrica 1995).

Material: About 50 specimens from samples GK-cl, Pk6–15-25, Pk5-ucl, Pk5-lcl.

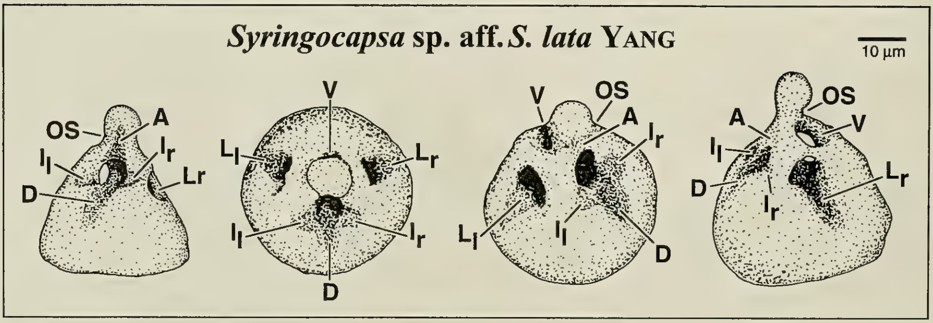


Fig. 8. *Syringocapsa* sp. aff. *S. lata* Yang, internal cast of the cephalothorax with a double-chambered cephalis. Different views, with interpretations of the skeletal elements preserved as negative forms. – Abbreviations: A = apical spine; V = ventral spine; D = dorsal spine; L_r = right primary lateral spine; L_l = left primary lateral spine; l_r = right secondary lateral spine; l_l = left secondary lateral spine; OS = oblique septum dividing cephalic cavity into two superposed chambers.

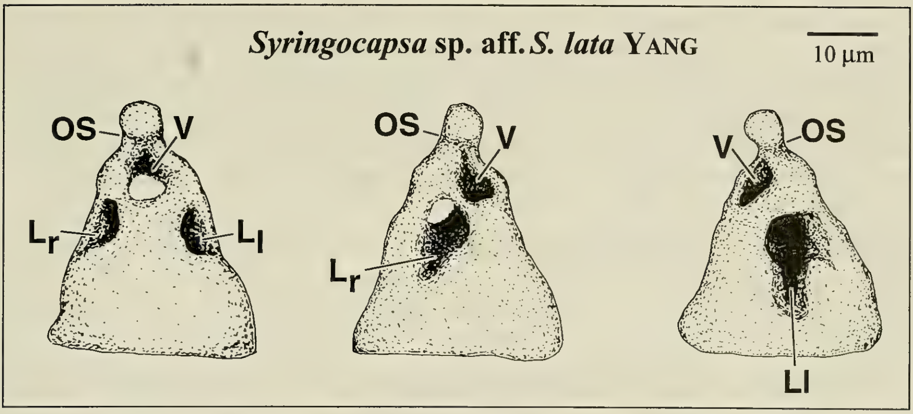


Fig. 9. *Syringocapsa* sp. aff. *S. lata* Yang, internal cast of the cephalothorax with a double-chambered cephalis. Different ventro-lateral views side with interpretations of the skeletal elements preserved as negative forms. – Abbreviations: V = ventral spine; D = dorsal spine; L_r = right primary lateral spine; L_l = left primary lateral spine; OS = oblique septum dividing cephalic cavity into two superposed chambers.

Syringocapsinae gen. et sp. indet.

Pl. 5, fig. 4

Description. – Internal cast with three segments preserved, lacking the cephalis. Gradually increasing diameters from the thorax to the proximal part of the postabdominal segment. Unlike its most proximal part, the main part of the postabdominal segment is large and globular. Three casts of porous extensions are directed obliquely downwards from the base of the abdominal segment. They diverge to form a regular tripod. The surfaces of the thoracal and abdominal casts are covered by small pore casts. Large pore casts cover the postabdominal segment and its extensions.

Remarks. – A tripod pattern of extensions on the last globular segment has not been described among Syringocapsinae.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Family Spongocapsulidae Pessagno 1977

Genus *Spongocapsula* Pessagno 1977

Type species: *Spongocapsula palmerae* Pessagno 1977a.

Spongocapsula sp.

Pl. 5, fig. 6

Description. – Internal cast of a test with 7 segments, gradually increasing in width and height. Last segment globular, its height measuring more than a third of the complete test. Proximal part of the segments flattened to slightly depressed. Distal part rounded, partly depressed into the following segment. Surface of the segments covered by irregularly arranged pore casts, partly fused to irregular small ridges.

Remarks. – Irregular ridges and tubercles on the cast point to an assignment to the family Spongocapsulidae PESSAGNO. The Nusplingen specimens with a rather gradual increase of segments and the last segment only about 2 times higher than the previous one are more closely related to *Spongocapsula* PESSAGNO than to *Obesacapsula* PESSAGNO.

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Spongocapsula (?) sp.

Pl. 5, fig. 5

Description. – Incomplete internal cast composed of five segments, which represent presumably the abdomen and four postabdominal segments. Segments gradually increasing in width from the abdomen to the third postabdominal segment, last one postabdominal segment tapering. Proximal part of the segments flattened to slightly depressed, distal part rounded and somehow depressed into the next segment. Surfaces of the segmental casts with small ridges and tubercles in irregular arrangement, increasing in size from the abdomen to the third postabdominal segment.

Remarks. – Irregular ridges and tubercles instead of pore casts point to an assignment to the family Spongocapsulidae. A gradual increase of segment diameters and the decrease in the last segments indicates a close morphologic relation to *Spongocapsula* PESSAGNO (see PESSAGNO 1977a).

Material: 1 specimen from sample GK-cl.

Genus *Obesacapsula* PESSAGNO 1977

Type species: *Obesacapsula morroensis* PESSAGNO 1977a.

Obesacapsula sp. aff. *O. rusconensis* BAUMGARTNER 1984

Pl. 5, fig. 8

aff. *1984 *Obesacapsula rusconensis* n. sp. – BAUMGARTNER, p. 776, pl. 6, figs. 7–9.
aff. 1995a *Obesacapsula rusconensis rusconensis* BAUMGARTNER. – BAUMGARTNER et al., p. 348, pl. 3282, figs. 1–3. – [Full synonymy]

Remarks. – The incomplete specimens are closely related to *Obesacapsula rusconensis* BAUMGARTNER, lacking the voluminous last postabdominal segment.

Material: 2 specimens from sample GK-cl.

Obesacapsula sp.

Pl. 5, fig. 7

Description. – Internal cast with four segments preserved, lacking the cephalis and the thorax. Abdomen and two following postabdominal segments gradually increasing in size. Last postabdominal segment large, more than double as wide and 5 times higher as the previous one. The internal cast of the terminal aperture suggests a thick test wall. Surface of all segments re-crystallized, without casting the inner test surface.

Remarks. – The large size of the last segment with respect to the previous segments is a characteristic feature of *Obesacapsula* Pessagno (1977a).

Material: 3 specimens from samples GK-cl, Pk5-lcl.

10. Conclusions

The discovery of radiolarians from the Upper Kimmeridgian of the Nusplingen area corroborates the occurrence of this group in the neritic realm at the northernmost margin of the Tethys (see discussion in Kiessling 1997). Distributional patterns confirm the Williriedellidae as the most frequent radiolarians in Upper Jurassic neritic seas (Kiessling 1997). Despite the preservational factors in the distribution patterns of radiolarians, their occurrences in the Nusplingen Lithographic Limestone are interpreted as a result of a transgressive interval (Riegraf 1986, 1987). Further investigations on the faunal and sedimentary inventory of the Nusplingen Lithographic Limestone by the Stuttgart Natural History Museum will result in a more detailed palaeoecological interpretation.

Although the preservation of most radiolarians as internal casts rarely allows a specific determination, the study of these casts is very important for the knowledge of the inner cephalic structures and, therefore, for the systematic position of the genera and families.

Our study reveals the following types of cephalic structures:

1. Cephalis simple, separated from the thorax by a deep internal constriction, corresponding to the so-called collar septum. This cephalis shows a globular cavity with a vertical dorsal groove, representing the imprint of the apical spine. This groove suggests that the apical spine is fused to the cephalic wall by forming an inner longitudinal rib. Some forms also show a weak horizontal concavity at the upper part of the cephalic cast, suggesting the presence of a pair of arches originated in the apical spine. This type of cephalis, described already by Dumitrica (1970), is characteristic among the Williriedellidae.

2. Cephalis simple, globular, with four dorsal circular holes as casts of the spines A, D, l_r, and l_l. The ventral part with the casts of the spines V, L_r, and L_l is not visible in the mounted specimens. The cephalic cavity is separated by the thoracal cavity by a deep constriction. This type of cephalis occurs in the genus *Phalangites*.

3. Cephalis of amphipyndacid structure. This type of cephalis is characterized by having the cephalic cavity clearly divided into two superposed chambers (a smaller upper chamber and a larger lower one) by a transverse oblique septum (OS in the present paper, VB in Foreman 1966). The internal casts of this type show the presence of the spines A, V, D, L_r, L_l, l_r, and l_l. The spines L always correspond to circular holes in the casts, whereas the spines l and D form grooves of variable depths, suggesting their close position to the test wall. Moreover, in these casts the cephalic cavity is not necessarily separated from the thoracal cavity by a collar septum. This type of structure was found in casts which can be assigned to *Sethocapsa*, Parvicingulidae and Syringocapsinae, all of them showing a close relationship to the Amphipyndacidae (Dumitrica 1995).

11. References

AITA, Y. (1987): Middle Jurassic to Lower Cretaceous radiolarian biostratigraphy of Shikoku with reference to selected sections in Lombardy Basin and Sicily. – Tohoku Univ. Sci. Reports, 2nd ser., Geol., **58**: 1–91, 14 pls., 37 figs.; Sendai, Japan.

AITA, Y. & OKADA, H. (1986): Radiolarians and calcareous nannofossils from the uppermost Jurassic and Lower Cretaceous strata of Japan and Tethyan regions. – Micropaleontology, **32**: 97–128, 8 pls., 5 figs.; New York.

ALDINGER, H. (1930): Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen Weißen Jura von Nusplingen in Württemberg. – Cbl. Mineral. Geol. Paläont., Abt. B, **1930**: 257–267, 6 figs.; Stuttgart.

BARTHEL, K. W., SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S. (1990): Solnhofen: a study in Mesozoic palaeontology. IX+236 pp., 155 figs., 1 table; Cambridge (Cambridge University Press).

BAUMGARTNER, P. O. (1984): A Middle Jurassic-Early Cretaceous low-latitude radiolarian zonation based on Unitary Associations and age of Tethyan radiolarites. – Eclogae geol. Helv., **77**: 729–837, 12 pls., 3 figs.; Basel.

BAUMGARTNER, P. O, O'DOGHERTY, L., GORICAN, S., DUMITRICA-JUD, R., DUMITRICA, P., PILLEVUIT, A., URQUHART, E., MATSUOKA, A., DANELIAN, T., BARTOLINI, A., CARTER, E. S., DE WEVER, P., KITO, N., MARCUCCI, M. & STEIGER, T. (1995): Radiolarian catalogue and systematics of Middle Jurassic to Early Cretaceous Tethyan genera and species. – *In*: BAUMGARTNER et al. (eds.): Middle Jurassic to Early Cretaceous Radiolaria of Tethys: occurrences, systematics, biochronology. – Mém. Géol., **23**: 37–685, 465 pls.; Lausanne. – [1995a]

BAUMGARTNER, P. O., BARTOLINI, A., CARTER, E.S., CONTI, M., CORTESE, G., DANELIAN, T., DE WEVER, P., DUMITRICA, P., DUMITRICA-JUD, R., GORICAN, S., GUEX, J., HULL, D. MEYERHOFF, KITO, N., MARCUCCI, M., MATSUOKA, A., MURCHEY, B., O'DOGHERTY, L., SAVARY, J., VISHNEVSKAYA, V., WIDZ, D. & YAO, A. (1995): Middle Jurassic to Early Cretaceous radiolarian biochronology of Tethys based on Unitary Associations. – *In*: BAUMGARTNER et al. (eds.): Middle Jurassic to Early Cretaceous Radiolaria of Tethys: occurrences, systematics, biochronology. – Mém. Géol., **23**: 1013–1048, 13 figs., 7 pls; Lausanne. – [1995b]

BRAGIN, N. Y. (1997): Radiolaria from the phosphorite basal horizons of the Volgian Stage in the Moscow Region (Russia). – Rev. Micropaléont., **40**: 285–296, 2 pls., 2 figs.; Paris.

CAMPBELL, A. S. (1954): Radiolaria. – *In*: CAMPBELL, A. S. & MOORE, R. C. (eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part D, Protista 3, 1–163, 86 figs.; Lawrence/Kansas (University Press).

CAYEUX, L. (1897): Contribution à l'étude micrographique des terrains sédimentaires. 1. Etude de quelques dépôts siliceux secondaires et tertiaires du Bassin de Paris et de la Belgique. 2. Craie du Bassin de Paris. – Mém. Soc. géol. Nord, **4/2**: 1–591, 10 pls.; Lille.

CHIARI, M., CORTESE, G., MARCUCCI, M. & NOZZOLI, N. (1997): Radiolarian biostratigraphy in the sedimentary cover of the ophiolites of south-western Tuscany, Central Italy. – Eclogae geol. Helvet., **90**: 55–77, 5 pls., 5 figs.; Basel.

CONTI, M & MARCUCCI, M. (1991): Radiolarian assemblage in the Monte Alpe cherts at Ponte di Lagoscuro, Val Graveglia (eastern Liguria, Italy). – Eclogae geol. Helvet., **84**: 791–817, 4pls., 3 figs.; Basel.

DIETL, G., KAPITZKE, M. & RIETER, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126, 5 pls., 2 figs.; Stuttgart.

DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G. & HUGGER, R. (1996): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta) – Grabungskampagne 1995. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **152**: 25–40, 6 pls., 1 fig.; Stuttgart.

DIETL, G., DIETL, O., KAPITZKE, M., RIETER, M., SCHWEIGERT, G., ILG, A. & HUGGER, R. (1997): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta) – Grabungskampagne 1996. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **153**: 185–203, 6 pls., 4 figs.; Stuttgart.

DIETL, G., SCHWEIGERT, G., FRANZ, M & GEYER, M. (1998): Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **265**, 1–37, 3 pls., 14 figs.; Stuttgart.

DUMITRICA, P. (1970): Cryptocephalic and cryptothoracic Nassellaria in some Mesozoic deposits of Romania. – Rev. Roum. Géol., Géophys. Géogr., Sér. Géol., **14**: 45–124, 21 pls., 4 figs.; Bucarest.

– (1995): Systematic framework of Jurassic and Cretaceous Radiolaria. – *In*: BAUMGARTNER et al. (eds.): Middle Jurassic to Early Cretaceous Radiolaria of Tethys: occurrences, systematics, biochronology. – Mém. Géol., **23**: 19–35; Lausanne.

– (1997): On the status of the Lower Cretaceous radiolarian species *Alievium helenae* SCHAAF and other related species. – Rev. Micropaléont., 40: 211–226, 3 pls., 2 figs.; Paris.

DUMITRICA, P. & DE WEVER, P. (1991): Assignation to Radiolaria of two Upper Jurassic species previously described as Foraminifera: systematic consequences. – C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. II, **312**: 553–558, 3 figs.; Paris.

DUMITRICA, P. & MELLO, J. (1982): On the age of the Meliata Group and the Silica Nappe radiolarites (localities Drzkovce and Bohunovo, Slovak Karst, CSSR). – Geol. Prace, **77**: 17–28, 4 pls., 3 figs.; Bratislava.

DUMITRICA, P., IMMENHAUSER, A. & DUMITRICA-JUD, R. (1997): Mesozoic radiolarian biostratigraphy from Masirah Ophiolite, Sultanate of Oman. Part I: Middle Triassic, uppermost Jurassic and Lower Cretaceous spumellarians and multisegmented nassellarians. – Bull. Nat. Mus. Nat. Sci., **9**: 1–106, 15 pls., 6 figs.; Taichung.

FISCHLI, H. (1916): Beitrag zur Kenntnis der fossilen Radiolarien in der Riginagelfluh. – Mitt. Naturwiss. Ges.Winterthur, **11**: 44–47, 41 figs.; Winterthur.

FOREMAN, H.P. (1966): Two Cretaceous radiolarian genera. – Micropaleontology, **12**: 355–359, 11 figs.; New York.

– (1973): Radiolaria from DSDP Leg 20. – Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, **20**: 249–305, 16 pls., 1 fig.; Washington D.C.

GEYER, O.F. (1961): Der erste Nachweis einer Radiolarie im süddeutschen Oberjura. – Geol. Bl. NO-Bayern, **11**: 101–103, 1 fig.; Erlangen.

HULL, D. MEYERHOFF (1995): Morphologic diversity and paleogeographic significance of the Family Parvicingulidae (Radiolaria). – Micropaleontology, **41**: 1–48, 9 pls., 18 figs.; New York.

– (1997): Upper Jurassic Tethyan and southern Boreal radiolarians from western North America. – Micropaleontology, **43**, Supplements, **2**: 1–102, 51 pls., 33 figs.; New York.

ICHIKAWA, K. & YAO, A. (1976): Two new genera of Mesozoic cyrtoid radiolarians from Japan. – *In*: TAKAYANAGI, J. & SAITO, T. (eds.): Progress in Micropaleontology. 110–117; New York (American Museum of Natural History).

JUD, R. (1994): Biochronology and systematics of Early Cretaceous Radiolaria of the Western Tethys. – Mém. Géol., **19**: 1–147, 24 pls., 29 figs.; Lausanne.

KARRER, F. (1867): Über einige Foraminiferen aus dem weissen Jura von St. Veit bei Wien. – Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Cl ., **55**: 364–368, 1 pl.; Wien.

KEMKIN, I. V. & RUDENKO, V. S. (1993): New representants of the genus *Cinguloturris* (Radiolaria) in Mesozoic deposits of Sikhote-Alin. – Tichookeanskaya Geol., **6**: 110–121, 3 figs.; Vladivostok.

KEUPP, H. (1977): Ultrafazies und Genese der Solnhofener Plattenkalke (Oberer Malm, Südliche Frankenalb). – Abh. naturhist. Ges. Nürnberg, **37**: 1–128, 30 pls., 18 figs.; Nürnberg.

KIESSLING, W. (1997): Radiolarien im nordbayerischen Oberjura. – Geol. Bl. NO-Bayern, **47**: 25–52, 2 pls., 2 figs.; Erlangen.

KIESSLING, W. & ZEISS, A. (1992): New palaeontological data from the Hochstegen Marble (Tauern Window, Eastern Alps). – Geol.-paläont. Mitt. Innsbruck, **18**: 187–202, 2 pls., 3 figs.; Innsbruck.

KOZLOVA, G. F. (1972): A find of radiolaria in the Lower Kimmeridgian of the Timan-Ural region. – Dokl. Acad. Sci. USSR, sec. Earth-Sci., **201**: 118–120, 18 figs.; Washington. – [English translation]

MATSUOKA, A. & YAO, A. (1985): Latest Jurassic Radiolarians from the Torinosu Group in Southwest Japan. – J. Geosci., Osaka City Univ., **28**: 125–145, 3 pls., 3 figs.; Osaka.

MEISCHNER, K. D. (1964): Allodapische Kalke, Turbidite in riffnahen Sedimentationsbecken.

– *In*: Bouma, A. H. & Brouwer, A. (eds.): Turbidites. – Develop. Sediment., **3**: 156–191, 3 pls., 5 figs., 1 tab.; Amsterdam.

Meyer, R. K. F. & Schmidt-Kaler, H. (1989): Paläogeographischer Atlas des süddeutschen Oberjuras (Malm). – Geol. Jb., A, **115**: 3–77, 10 pls., 45 figs.; Hannover.

Mizutani, S. (1981): A Jurassic formation in the Hida-Kanayama area, central Japan. – Bull. Mizunami Fossil Museum, **8**: 147–190, 10 pls., 2 figs.; Mizunami.

O'Dogherty, L (1994): Biochronology and paleontology of Mid-Cretaceous radiolarians from Northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain). – Mém. Géol., **21**: 1–413, 74 pls., 32 figs.; Lausanne.

Pessagno, E. A. Jr. (1973): Upper Cretaceous Spumellariina from the Great Valley Sequence, California Coast Ranges. – Bull. Amer. Paleont., **63**: 49–101, 13 pls., 4 figs.; Ithaca/New York.

– (1976): Radiolarian zonation and stratigraphy of the Upper Cretaceous portion of the Great Valley Sequence, California Coast Ranges. – Micropaleontology, spec. Publ., **2**: 1–95, 14 pls.; New York.

– (1977): Upper Jurassic Radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California Coast Ranges. – Micropaleontology, **23**: 56–113, 12 pls., 4 figs.; New York. – [1977a]

– (1977): Lower Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Great Valley Sequence and Franciscan Complex, California Coast Ranges. – Spec. Publ. Cushman Found. Foram. Res., **15**: 1–87, 12 pls., 7 figs.; Menlo Park/California. – [1977b]

Pessagno, E. A. Jr., Blome, C. D., Hull, D. M. & Six, W. M. (1993): Jurassic Radiolaria from the Josephine ophiolite and overlying strata, Smith River subterrane (Klamath Mountains), northwestern California and southwestern Oregon. – Micropaleontology, **39**: 93–166, 8 pls., 32 figs.; New York.

Pessagno, E. A. Jr. & Poisson, A. (1979): Lower Jurassic Radiolaria from the Gümüşlü Allochthon of southwestern Turkey (Taurides Occidentales). – Bull. Min. Res. Explor. Insti Turkey, **92**: 47–69, 10 pls., 2 figs.; Ankara.

Pessagno, E. A. Jr., Six, W. M. & Yang, Q. (1989): The Xiphostylidae Haeckel and Parvivaccidae, n. fam., (Radiolaria) from the North American Jurassic. – Micropaleontology, **35**: 193–255, 10 pls., 12 figs.; New York.

Pessagno, E.A. Jr. & Whalen, P.A. (1982): Lower and Middle Jurassic Radiolaria (multicyrtid Nassellariina) from California, east-central Oregon and the Queen Charlotte Islands, B.C. – Micropaleontology, **28**:111–169, 13 pls., 5 figs.; New York.

Renz, G. W. (1974): Radiolaria from Leg 27 of the Deep Sea Drilling Project. – Init. Rep. Deep Sea Drilling Project, **27**: 769–841, 20 pls., 1 fig.; Washington D.C.

Riedel, W. R. (1967): Subclass Radiolaria. – *In*: Harland, W. B. et al. (eds.): The Fossil Record. A symposium with documentation. 291–298, 2 figs.; London (Geological Society).

Riegraf, W. (1986): Callovian (Middle Jurassic) radiolaria and sponge spicules from Southwest Germany. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B, **123**: 1–31, 4 pls., 3 figs.; Stuttgart.

– (1987): Planktonische Foraminiferen und Radiolarien im Callovium und Oxfordium (Jura) Süddeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **176**: 91–103, 14 figs.; Stuttgart.

Rüst, D. (1885): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura. – Palaeontographica, **31**: 269–328, 20 pls.; Kassel.

Schaaf, A. (1984): Les Radiolaires du Crétacé inférieur et moyen: biologie et systématique. – Sci. géol., **75**: 1–185, 39 figs.; Strasbourg.

Schairer, G. (1971): Mikrofossilien aus Plattenkalken Süddeutschlands. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. histor. Geol., **11**: 33–68, 110 figs., 1 pl.; München.

Schneider, J. (1969): Die Carbonatgesteine des Weißen Jura der Schwäbischen Alb (Württemberg). – Diplomarbeit Universität Stuttgart. 99 pp., 131 figs.; Stuttgart. – [Mscr.]

Schweigert, G. (1997): Bibliographie des Nusplinger Plattenkalkes von 1823–1997. – Profil, **11**: 341–349, 1 fig.; Stuttgart.

Schweigert, G., Krishna, J., Pandey, B. & Pathak, D. B. (1996): A new approach to the correlation of the Upper Kimmeridgian Beckeri Zone across the Tethyan Sea. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **202**: 345–373, 6 figs.; Stuttgart.

Schweigert, G. & Zeiss, A. (1998, in press): *Lithacoceras ulmense* (Oppel) (Ammonitina) – eine wichtige Leitart des Ober-Kimmeridgiums. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh.; Stuttgart.

SQUINABOL, S. (1914): Contributo alla conoscenza dei Radiolarii fossili del Veneto. Appendice – Di un genere di Radiolari caratteristico del Secondario. – Mem. Inst. geol. Univ. Padova, **2**: 249–306; Padova.

STEIGER, E. & STEIGER, T. (1993): Der morphologische Übergang zwischen den Radiolarien-Gattungen *Podocapsa* RÜST, 1885 und *Podobursa* WIŚNIOWSKI, 1889 im Ruhpoldinger Marmor von Urschlau (Oberjura, Lechtaldecke, Nördliche Kalkalpen). – Zitteliana, **20**: 133–144, 2 pls., 6 figs.; München.

– & – (1994): New Radiolaria from the "Ruhpoldinger Marmor" of Urschlau (Late Jurassic, Chiemgau Alps, Bavaria). – Abh. geol. Bundesanst., **50**: 453–466, 2 pls., 2 figs.; Wien.

STEIGER, T. (1992): Systematik, Stratigraphie und Palökologie der Radiolarien des Oberjura-Unterkreide-Grenzbereiches im Osterhorn-Tirolikum (Nördliche Kalkalpen, Salzburg und Bayern). – Zitteliana, **19**: 1–188, 27 pls., 50 figs.; München.

STÜRMER, W. (1963): Mikrofossilien in den Mörnsheimer Schichten. – Geol. Bl. NO-Bayern, **13**: 11–13, 1 pl.; Erlangen.

TAKEMURA, A. (1986): Classification of Jurassic Nassellarians (Radiolaria). – Palaeontographica, A, **195**: 29–74, 12 pls., 3 figs.; Stuttgart.

VINASSA DE REGNY, P. E. (1900): Rocce e fossili dei dintorni di Gizzana e di Lagàro nel Bolognese. – Boll. Soc. Geol. Ital., **19**: 321–348, 1pl., 1 map; Roma.

WIDZ, D. & DE WEVER, P. (1993): Nouveaux Nassellaires (Radiolaria) des radiolarites jurassiques de la coupe de Szeligowy Potok (Zones de klippes de Pieniny, Carpathes occidentales, Pologne). – Rev. Micropaléont., **36**: 77–91, 2 pls., 4 figs.; Paris.

WIŚNIOWSKI, T. (1889): Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna aus den oberjurassischen Feuersteinknollen der Umgegend von Krakau. – Jb. k.-k. Geol. Reichsanst., **38**: 657–702, 2 pls.; Wien.

YANG, Q. (1993): Taxonomic studies of Upper Jurassic (Tithonian) radiolaria from the Taman Formation, east-central Mexico. – Palaeoworld, spec. Iss., **3**: 1–163, 26 pls., 35 figs.; Nanjing.

YAO, A. (1979): Radiolarian fauna from the Mino Belt in the northern part of the Inuyama area, Central Japan – Part I. Spongosaturnalids. – J. Geosci., Osaka City Univ., **15**: 21–64; Osaka.

ZÜGEL, P. (1997): Discovery of a radiolarian fauna from the Tithonian of the Solnhofen area (Southern Franconian Alb, southern Germany). – Paläont. Z., **71**: 197–209, 5 figs.; Stuttgart.

Addresses of the authors:

Dr. P. Zügel, Geologisch-Paläontologisches Institut der Johann Wolfgang-Goethe Universität, Senckenberganlage 32–34, D-60054 Frankfurt am Main;
Dr. W. Riegraf, Brüggefeldweg 31, D-48161 Münster;
Dr. G. Dietl, Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart.

Plate 1

Spumellaria and Poulpidae (Nassellaria).

Fig. 1. Astrosphaeridae gen. et sp. indet. Specimen with complete pore casts; GK-cl, SMNS 63573/4. – Maximum diameter: 175 µm.

Fig. 2. Astrosphaeridae gen. et sp. indet. Specimen with regular arrangement of three-bladed beam casts; GK-cl, SMNS 63574/2. – Diameter: 180 µm.

Fig. 3. Astrosphaeridae gen. et sp. indet. Half broken cast of mainly the space between inner and outer spheres; GK-cl, SMNS 63574/1. – Diameter: 155 µm.

Fig. 4. Astrosphaeridae gen. et sp. indet. Complete cast with filled space of the inner sphere; GK-cl, SMNS 63573/3. – Maximum diameter: 185 µm.

Fig. 5. Astrosphaeridae, gen. et sp. indet. Specimen with test preservation. Lower Tithonian Moernsheim Formation, Mühlheim, Schaudiberg (locality and section see Zügel 1997). – Diameter: 165 µm.

Fig. 6. *Pyramispongia barmsteinensis* (Steiger), corroded specimen with only 3 broad spines partly preserved on the edges of the rounded tetrahedral central shell; GK-cl, SMNS 63573/2. – Maximum diameter: 295 µm.

Fig. 7. *Alievium* (?) sp., specimen with one complete and two broken triradiate spines; additional small spines arise from the equatorial plane; GK-cl, SMNS 63573/1. – Vertical diameter: 210 µm.

Fig. 8. *Saitoum* sp. aff. *S. pagei* Pessagno. Specimen with smaller second apical horn and feet curved outward, lateral view; GK-cl, SMNS 63574/3. – Vertical diameter: 180 µm.

Fig. 9. *Saitoum* sp. aff. *S. pagei* Pessagno. Antapical view of specimen on fig. 6, showing the cephalic skeleton; GK-cl, SMNS 63574/3. – Maximum horizontal diameter: 140 µm.

Fig. 10. *Saitoum* sp. aff. *S. dercourti* Widz & De Wever, lateral view showing the massive collar without incisions or protusions; GK-cl, SMNS 63573/11. – Length: 205 µm.

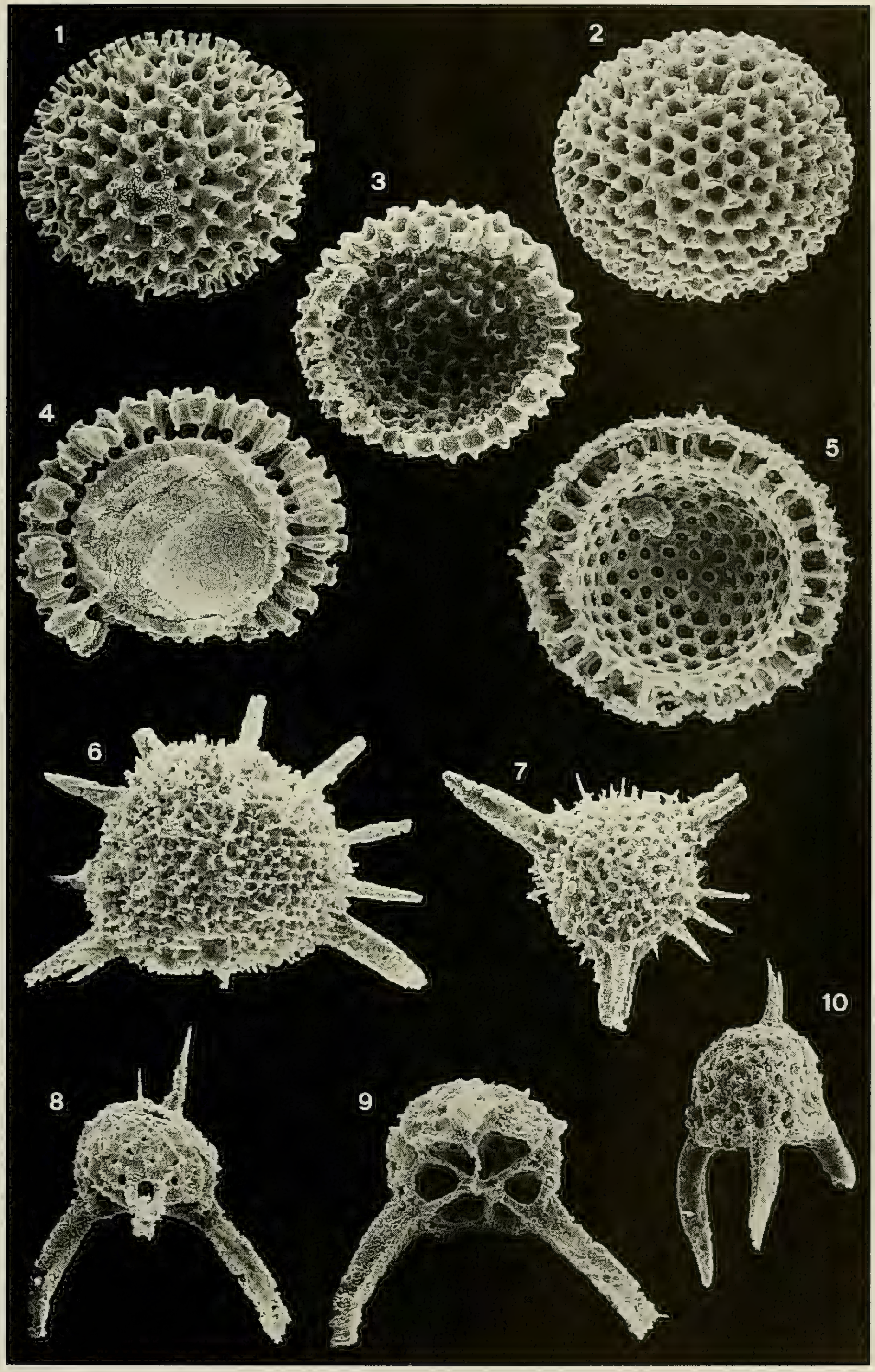

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Plate 2

Nasselaria: Williriedellidae and Sethocapsidae.

Fig. 1. *Complexapora tirolica* Kiessling, Pk6–15-25, SMNS 63574/16. – Length: 185 µm.

Fig. 2. *Complexapora* sp., sutural pore opens to the apical part of the test; Pk6–15-25, SMNS 63573/25. – Length: 115 µm.

Fig. 3. *Zhamoidellum* sp. aff. *Z. ovum* Dumitrica. Pk6–15-25, SMNS 63573/26. – Length: 110 µm.

Fig. 4. *Williriedellum* sp. 1. Lateral view; GK-cl, SMNS 63573/10. – Length: 110 µm.

Fig. 5. *Williriedellum* sp. 1. Oblique view on the terminal aperture; GK-cl, SMNS 63573/10. – Maximum width: 110 µm.

Fig. 6. *Williriedellum* sp. 2, internal cast with a cast of the terminal aperture; Pk6–15-25, SMNS 63574/17. – Length: 85 µm.

Fig. 7. Williriedellidae gen. et sp. indet. Lateral view, cephalis with cast of the apical spine; PK6–15-25, SMNS 63574/18. – Length: 95 µm.

Fig. 8. Williriedellidae gen. et sp. indet. Oblique apical view, showing the concave shape of the proximal part of the abdomen.; Pk6–15-25, SMNS 63574/18. – Maximum width: 80 µm.

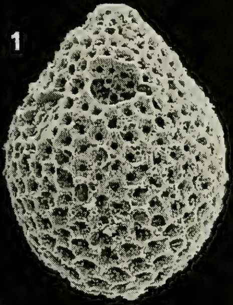
Fig. 9. *Sethocapsa* sp. aff. *S.* (?) *zweilii* Jud; GK-cl, SMNS 63574/23. – Length 155 µm.

Fig. 10. *Sethocapsa* sp. 1. GK-cl, SMNS 63573/21. – Length: 190 µm.

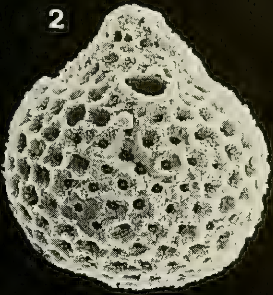
Fig. 11. *Sethocapsa* sp. 2. Lateral view of the internal cast; GK-cl, SMNS 63574/4. – Length 140 µm.

Fig. 12. Detail from fig. 11, cephalothorax with double chambered cephalis and casts of cephalic spines; arrow indicates oblique septum dividing the cephalic cavity. – Maximum width: 32 µm.

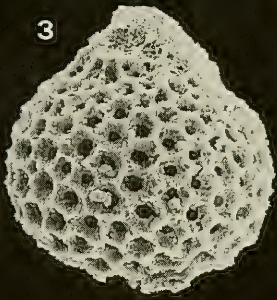
1



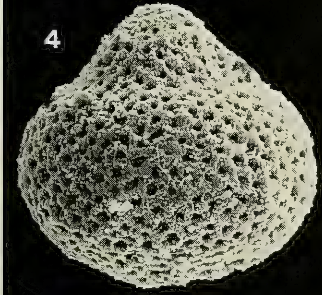
2



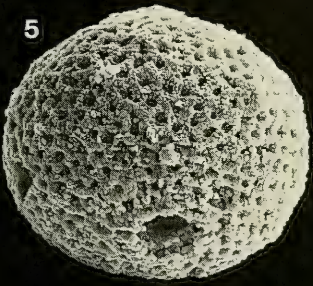
3



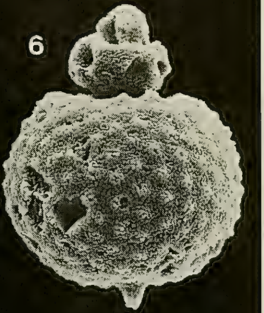
4



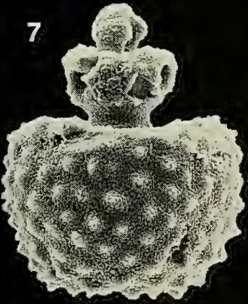
5



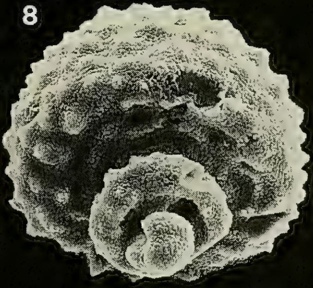
6



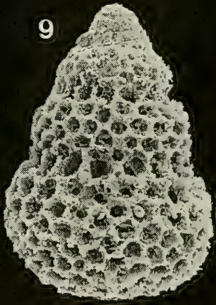
7



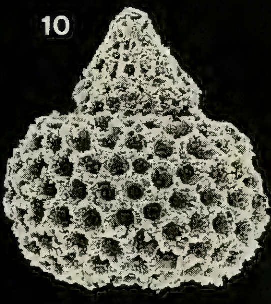
8



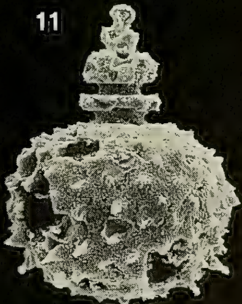
9



10



11



12

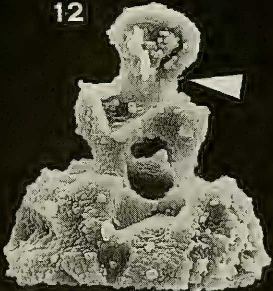


Plate 3

Nassellaria: Xitidae, Pseudodictyomitridae, Archaeodictyomitridae, Theoperidae, and Eucyrtidiellidae.

Fig. 1. *Xitus* sp. Prolongation of ventral spine (left) beside the apical horn; insertion of a terminal tube; GK-cl, SMNS 63573/12. – Length: 185 µm.

Fig. 2. *Loopus primitivus* (Matsuoka & Yao). Rounded conical form; Pk6–15-25, SMNS 63573/24. – Length: 220 µm.

Fig. 3. *Loopus primitivus* (Matsuoka & Yao). Conical form; Nq-MG, SMNS 63573/22. – Length: 170 µm.

Fig. 4. *Loopus doliolum* Dumitrica. GK-cl, SMNS 63573/15. – Length 130 µm.

Fig. 5. *Pseudodictyomitra* sp. 1. GK-cl, SMNS 63573/14. – Length: 200 µm.

Fig. 6. *Pseudodictyomitra* sp. 2. Rounded conical specimen with reduced costae on the last segments; GK-cl, SMNS 63573/16. – Length: 180 µm.

Fig. 7. *Pseudodictyomitra* sp. 2. Conical specimen, last segment corroded; Pk6–15-25, SMNS 63573/23. – Length: 200 µm.

Fig. 8. *Archaeodictyomitra apiarium* (Rüst). Pk6–15-25, SMNS 63573/27. – Length: 260 µm.

Fig. 9. *Archaeodictyomitra minoensis* (Mizutani). Pk6–15-25, SMNS 63574/19. – Length: 195 µm.

Fig. 10. *Archaeodictyomitra shengi* Yang. GK-cl, SMNS 63573/17. – Length: 220 µm.

Fig. 11. *Archaeodictyomitra sixi* Yang, slender form. GK-cl, SMNS 63574/9. – Length: 115 µm.

Fig. 12. *Archaeodictyomitra sixi* Yang, inflated form. GK-cl, SMNS 63574/10. Length: 140 µm.

Fig. 13. *Phalangites* sp. Lateral view of the complete specimen. GK-cl, SMNS 63574/11. – Length: 440 µm.

Fig. 14. Detail of fig. 13 with the cephalis, showing casts of cephalic spines (A – apical spine; D – dorsal spine; l_r – right secondary lateral spine, l_l – left secondary lateral spine). – Maximum width: 31 µm.

Fig. 15. *Protunuma japonicus* Matsuoka & Yao. GK-cl, SMNS 63573/18. – Length: 190 µm.

Fig. 16. *Stichomitra* sp. GK-cl, SMNS 63574/8. – Length: 110 µm.

Fig. 17. *Eucyrtidiellum pyramis* (Aita), inflated form. Pk6–15-25, SMNS 63573/28. – Length: 130 µm.

Fig. 18. *Eucyrtidiellum pyramis* (Aita), slender form with porous terminal tube. Pk6–15-25, SMNS 63574/21. – Length: 160 µm.

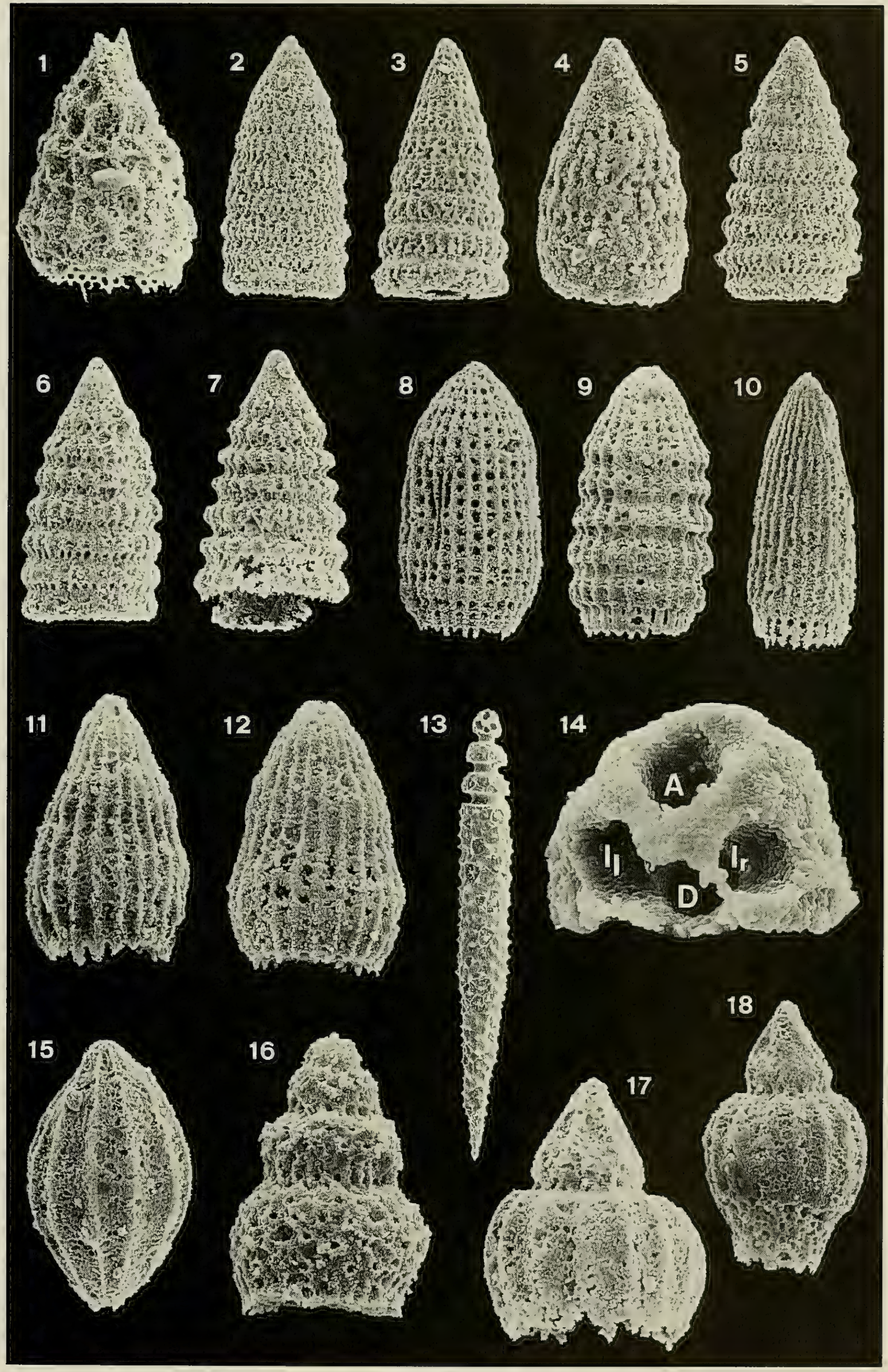

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
A
I_l
I_r
D
15
16
17
18

Plate 4

Nassellaria: Parvicingulidae and Syringocapsinae.

Fig. 1. *Cinguloturris cylindra* Kemkin & Rudenko. PK6–15-25, SMNS 63574/20. – Length: 230 µm.

Fig. 2. *Mirifusus dianae* (Karrer). Re-crystallized calcitic specimen; Nu 250, SMNS 63573/29. – Length: 630 µm.

Fig. 3. *Mirifusus dianae* (Karrer). Siliceous internal cast; GK-cl, SMNS 63574/7. – Length: 520µm.

Fig. 4. *Praecaneta* (?) sp. GK-cl, SMNS 63573/13. – Length: 170 µm.

Fig. 5. *Praeparvicingula holdsworthi* (Yang). Corroded specimen; Nq-MG, SMNS 63574/22. – Length: 200 µm.

Fig. 6. *Ristola* sp., internal cast. GK-cl, SMNS 63573/8. – Length: 1050 µm.

Fig. 7. *Tethysetta* sp. aff. *T. mashitaensis* (Mizutani). Internal cast; GK-cl, SMNS 63574/6. – Length: 365 µm.

Fig. 8. *Tethysetta* (?) sp.; internal cast. Lateral view of the complete specimen; GK-cl, SMNS 63574/5- Length: 395 µm.

Fig. 9. Detail of fig. 8 with the double-chambered cephalothorax, showing casts of cephalic spines; arrow indicates oblique septum dividing the cephalic cavity. – Maximum diameter 27 µm.

Fig. 10. *Podobursa* sp. aff. *P. triacantha* (Fischli). Internal cast with triangular last segment, cephalis corroded; GK-cl, SMNS 63574/14. – Length: 260 µm.

Fig. 11. *Podobursa* (?) sp. Internal cast composed of 4 segments (cephalothorax, abdomen, large postabdomial segment); GK-cl, SMNS 63573/5. – Length: 320 µm.

Fig. 12. *Podocapsa amphitreptera* Foreman. Internal cast composed of four segments (cephalothorax, abdomen and large postabdominal segment); oblique apical view. GK-cl, SMNS 63574/12. – Maximum diameter 375 µm.

Fig. 13. Lateral view of the specimen from fig. 12. – Length: 320 µm.

Fig. 14. Detail of the specimen from fig. 12–13 with the cephalothorax, showing casts of cephalic spines; arrow indicates oblique septum dividing the cephalic cavity. – Maximum width: 37 µm.

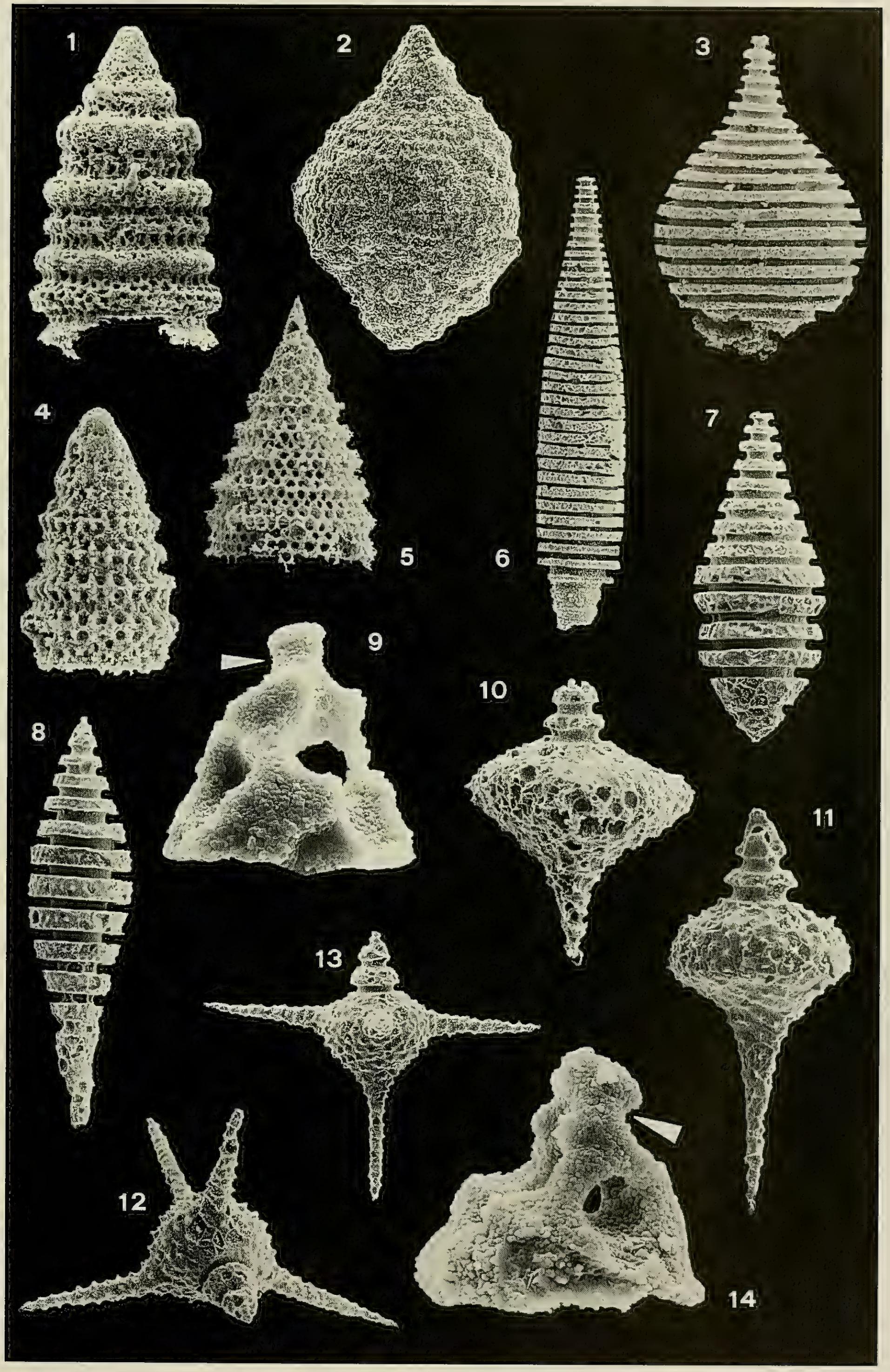

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

Plate 5

Nassellaria: Syringocapsinae and Spongocapsulidae from sample GK-cl.

Fig. 1. *Syringocapsa* sp. aff. *S. lata* YANG; internal cast; internal cast. Complete lateral view of a slender specimen. SMNS 63574/13. – Length: 265 µm.

Fig. 2. *Syringocapsa* sp. aff. *S. lata* YANG; internal cast. Detail from fig. 1, showing the cephalothorax with casts of the cephalic spines. Arrow indicates position of the oblique septum (OS). – Maximum width: 32 µm.

Fig. 3. *Syringocapsa* sp. aff. *S. lata* YANG; internal cast. Lateral view of an inflated form. SMNS 63573/6. – Length: 275 µm.

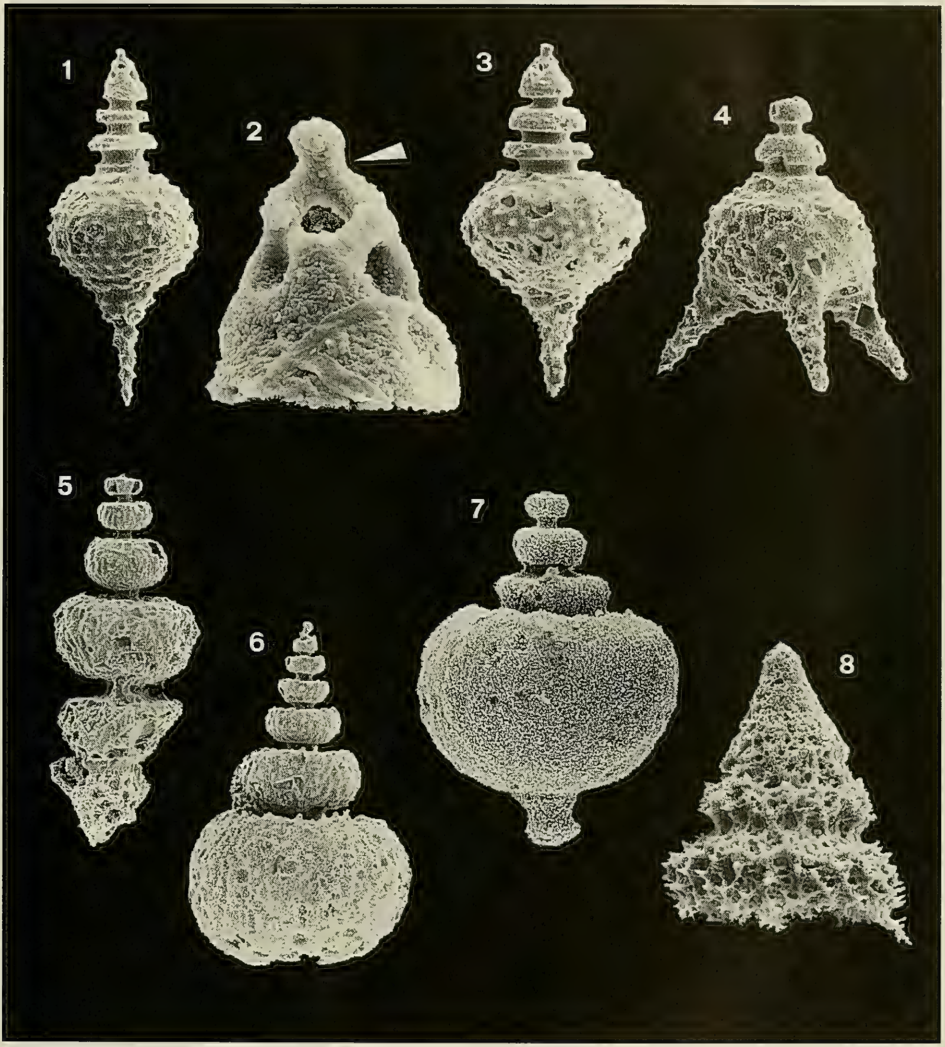
Fig. 4. Syringocapsinae, gen. et sp. indet.; internal cast with tripod-like extensions on the last segment. SMNS 63573/7. – Length: 235 µm.

Fig. 5. *Spongocapsula* (?) sp.; internal cast with irregular ridges and tubercles. SMNS 63573/19. – Length: 525 µm.

Fig. 6. *Spongocapsula* sp.; internal cast with irregular ridges and tubercles. SMNS 63573/20. – Length: 370 µm.

Fig. 7. *Obesacapsula* sp.; internal cast with a very large last segment and a cast of the terminal aperture. SMNS 63574/15. – Length: 425 µm.

Fig. 8. *Obesacapsula* sp. aff. *O. rusconensis* BAUMGARTNER; apical cone without large last segment. SMNS 63573/9. – Length: 120 µm.


1
2
3
4
5
6
7
8

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

5937
SMITHSO
MAR 22
LIBRARIES

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 269	59 S., 10 Taf., 2 Abb.	Stuttgart, 30. 10. 1998

Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* Hyatt – *Oecoptychius* Neumayr (Strigoceratidae, Mitteljura)

Revision of the dimorphic ammonite genera *Phlycticeras* Hyatt – *Oecoptychius* Neumayr (Strigoceratidae, Middle Jurassic)

Von Günter Schweigert, Stuttgart, und Volker Dietze, Riesbürg

Mit 10 Tafeln und 2 Abbildungen

Natura non facit saltus
Linné 1751

Abstract

A revision of the Middle Jurassic ammonite genus *Phlycticeras* Hyatt (Strigoceratidae) is presented. The genus *Melendezia* Fernández López 1985 is treated as a junior synonym of *Phlycticeras*. Two new species of *Phlycticeras* are introduced: *P. scheurlenae* nom. nov. pro *Ammonites pustulatus giganteus* Quenstedt from the Late Bathonian (Orbis Zone), and *P. fuerstenbergi* n. sp. from the Early Callovian (Koenigi Zone, *subcostarius* horizon). The latest hitherto known species of *Phlycticeras* is *P. waageni* Buckman from the Late Callovian (Athleta Zone, Trezeense Subzone). A lectotype is designated for *P. pustulatum* (Reinecke).

New biostratigraphic and morphological data underline the hitherto proposed dimorphic couple *Phlycticeras* Hyatt – *Oecoptychius* Neumayr. Both dimorphs are recorded from the Garantiana Zone up to the basal Athleta Zone. The preoccupied name *Ammonites refractus macrocephali* Quenstedt is replaced by *Oecoptychius globosus* nom. nov., a chronospecies of the Early Callovian (Koenigi Zone, *subcostarius* horizon). We suspect the Aalenien genus *Csernyeiceras* Géczy to represent the direct ancestor of the genus *Phlycticeras* Hyatt, whereas *Strigoceras* Quenstedt belongs to a convergent lineage which splitted off not later than in the Aalenian from the *Phlycticeras* lineage of the Strigoceratidae. Hence, the taxonomic rank of the Phlycticeratinae is equal to that of the Strigoceratinae.

Zusammenfassung

Die mitteljurassische Ammonitengattung *Phlycticeras* Hyatt (Strigoceratidae) wird revidiert. Die Gattung *Melendezia* Fernández López 1985 wird als ein jüngeres Synonym von *Phlycticeras* angesehen. Zwei neue Arten von *Phlycticeras* werden eingeführt: *P. scheurlenae* nom. nov. pro *Ammonites pustulatus giganteus* Quenstedt aus der Orbis-Zone und *P. fuerstenbergi* n. sp. aus der Koenigi-Zone (*subcostarius*-Horizont). Die jüngste bisher bekannte

Art von *Phlycticeras* ist *P. waageni* BUCKMAN aus dem Ober-Callovium (Athleta-Zone, Trezeense-Subzone). Für *Phlycticeras pustulatum* (REINECKE) wird ein Lectotypus designiert.

Die bereits früher vermutete Dimorphenbeziehung von *Phlycticeras* zu der mikroconchen Gattung *Oecoptychius* NEUMAYR wird aufgrund neuer biostratigraphischer und morphologischer Daten untermauert. Die stratigraphische Reichweite beider reicht nach derzeitiger Kenntnis von der Garantiana-Zone des Ober-Bajociums bis in die basale Athleta-Zone des Ober-Calloviums. Der präokkupierte Name *Ammonites refractus macrocephali* QUENSTEDT für die mikroconche Art aus der Koenigi-Zone (*subcostarius*-Horizont) wird durch *Oecoptychius globosus* nom. nov. ersetzt. Als mutmaßlicher Vorläufer von *Phlycticeras* HYATT kommt die Gattung *Csernyeiceras* GÉCZY aus dem Aalenium in Betracht, deren mikroconcher Partner noch unbekannt ist. Die Gattung *Strigoceras* QUENSTEDT stellt hingegen eine Parallelentwicklung innerhalb der Strigoceratidae dar, die spätestens im Aalenium von der direkt zu *Phlycticeras* führenden Linie abzweigte, weswegen wir der Unterfamilie Phlycticeratinae gegenüber der Unterfamilie Strigoceratinae einen gleichwertigen Rang einräumen.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Geographische Verbreitung der Gattung *Phlycticeras* 3
3. Systematik der makroconchen Gattung *Phlycticeras* 4
4. Weitere unter dem Namen *Phlycticeras* beschriebene Arten 20
5. *Oecoptychius*, der mikroconche Partner von *Phlycticeras* 21
6. Weitere unter dem Namen *Oecoptychius* eingeordnete Arten 27
7. Zur phylogenetischen Herkunft von *Phlycticeras*/*Oecoptychius* 27
8. Von *Phlycticeras* abgeleitete Formen 32
9. Conclusions 33
10. Literatur 34

1. Einleitung

Sowohl die mitteljurassische Ammonitengattung *Phlycticeras* als auch die besonders eigentümliche Gattung *Oecoptychius* gehörten bis heute zu den klassischen Beispielen für das plötzliche Erscheinen einer zuvor völlig unbekannten Gruppe (NEUMAYR 1878). Die systematische Einordnung besonders der mikroconchen Gattung *Oecoptychius* bereitete erhebliche Schwierigkeiten und wurde in verschiedener Weise zu lösen versucht, ohne daß es jedoch gelang, Einigkeit darüber zu erzielen (DIETL 1986). Die Gattung *Oecoptychius* mutet mit ihrem scaphitoiden Gehäusebau im Mitteljura exotisch an und gehört darüber hinaus zu den Beispielen, die gerne angeführt werden, um einen möglichen Sexualdimorphismus bei Ammoniten zu widerlegen, da man – ähnlich wie bis vor kurzem auch bei den Gattungen *Sutneria*, *Simocosmoceras* oder *Epipeltoceras* (vgl. SCHWEIGERT 1997) – zu den mutmaßlichen männlichen Individuen keinen makroconchen Partner zuordnen konnte (POMPECKJ 1894; ENAY 1978). Was die Phlycticeraten angeht, war selbst SCHINDEWOLF (1964: 418) der Ansicht, diese Gruppe gehöre „zu den ungelösten Rätseln der Ammoniten-Phylogenie und -Systematik". CALLOMON (*in*: DONOVAN et al. 1981) griff eine Idee von C. MANGOLD (Lyon) auf und vermutete eine Dimorphenbeziehung zwischen *Oecoptychius* und *Phlycticeras*, die jedoch von DIETL (1986) aus mehreren, auf den ersten Blick schwerwiegenden Gründen abgelehnt wurde. Eine Überprüfung des vorhandenen Materials und der weitverstreuten Literatur zeigte, daß die bisher vorliegende Monographie der Gattung *Phlycticeras* (SCHEURLEN 1928) inzwischen völlig veraltet und weitgehend unzureichend war, und nur eine Neubearbeitung Klarheit in die phylogenetische Entwicklung der Gattung *Phlycticeras* bringen sowie einen möglichen Dimorphismus erhellen könnte.

Abkürzungen im Text:

BMNH	British Museum of Natural History, London
BSPM	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie München
FFSD	Fürstlich-Fürstenbergische Sammlungen Donaueschingen
GPIT	Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Tübingen
GSI	Geological Society of India, Calcutta
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

[M]	makroconche Ammonitenart	Nw	Nabelweite
[m]	mikroconche Ammonitenart	Z/2	Externrippen pro halbem Umgang
D	Durchmesser	K1	Umbilikalknoten pro halbem Umgang
Wh	Windungshöhe	K2	Lateralknoten pro halbem Umgang
Wb	Windungsbreite	K3	Marginalknoten pro halbem Umgang

Dank

Für anregende Diskussionen, die zum Entstehen und Gelingen dieser Arbeit beitrugen, danken wir in erster Linie Prof. Dr. J. H. Callomon (London) und Dr. G. Dietl (Stuttgart). Nützliche Informationen über unpubliziertes Ammonitenmaterial verdanken wir Frau Dipl.-Geol. A. Kossler und Herrn Prof. Dr. A. von Hillebrandt (beide FU Berlin), B. Hostettler (Glovelier, Schweiz) sowie Prof. Dr. E. Cariou (Poitiers, Frankreich) und Dr. P.-A. Baloge (Angers, Frankreich). Die Herren G. Goerlipp (Donaueschingen), Dr. R. Gygi (Basel), Dr. A. Liebau (Tübingen), E. Mönnig (Coburg) und Dr. W. Werner (München) ermöglichten die Ausleihe von Sammlungsstücken zur Bearbeitung. Prof. Dr. E. Cariou (Poitiers), S. Baker (London) und R. B. Chandler (Purley, Surrey) verdanken wir darüber hinaus wichtige Abgüsse und Fotos. Weiteres wertvolles Material stellten dankenswerterweise die Herren E. Bernt (Weissach-Flacht), R. Bopp (Gechingen), H. Grüninger (Stuttgart), K. H. Spieth (Freiberg/Neckar) sowie A. Lehmkuhl (Stuttgart) und Frl. C. Bock (Gomaringen) für die vorliegende Bearbeitung zur Verfügung. Herrn A. Ilg (Düsseldorf) danken wir für die Vermittlung schwer zugänglicher französischer Literatur.

2. Geographische Verbreitung der Gattung *Phlycticeras*

Lange Zeit schien die Gattung *Phlycticeras* fast ganz auf Mitteleuropa beschränkt zu sein. Nachweise von Phlycticeraten liegen vor – ohne Anspruch auf Vollständigkeit, doch teilweise erst aufgrund der vorliegenden Revision als solche erkannt – aus Frankreich (d'Orbigny 1847; Brasil 1894; Parona & Bonarelli 1895; Petitclerc 1905; Couffon 1919; De Grossouvre 1930; Elmi 1967; Gabilly & Elmi *in*: Mangold et al. 1971; Cariou 1984; Torrens 1987; Vincent et al. 1988), England (Dietze & Chandler 1998), Süddeutschland (Reinecke 1818; Zieten 1833; Quenstedt 1846, 1858, 1886/87; von Ammon 1875; Reuter 1908; Scheurlen 1928; Zeiss 1955; Schlegelmilch 1985; Callomon et al. 1987; Gröschke 1985), Norddeutschland (Schloenbach 1865; Wetzel 1937; Westermann 1958), Polen (Mangold et al. 1996), Ungarn (Till 1910/11; Loczy 1915; Galácz 1984; Géczy 1984), der helvetischen Klippenzone Österreichs (Trauth 1923, 1928; Scheurlen 1928), der Ostschweiz (Erni 1934; Jeannet 1951), den Südalpen (Benetti 1977), aus Sizilien (Wendt 1963) und aus Spanien (Hinkelbein 1975; Meléndez 1978; Fernandez Lopez 1985; Cariou et al. 1988). Darüber hinaus sind Einzelfunde von Phlycticeraten aus der indomadegassischen Faunenprovinz von Kachchh (Waagen

1875; SPATH 1928; CARIOU & KRISHNA 1988; PRASAD & KANJILAL 1989; JAIN 1997) und Madagaskar (COLLIGNON 1959) bekannt geworden. Möglicherweise besitzt die Gattung in der westlichen Tethys ihren Verbreitungsschwerpunkt. Über den hispanischen Korridor könnte *Phlycticeras* nach Mexiko (SANDOVAL et al. 1990) und in den andinen Raum (WESTERMANN & RICCARDI 1985; FERNANDEZ LOPEZ et al. 1994; GRÖSCHKE & VON HILLEBRANDT 1994; WESTERMANN 1996) vorgedrungen sein. Das frühe Auftreten von *Phlycticeras* und möglichen Vorläufern dieser Gattung im zirkumpazifischen Jura könnte auch auf eine pazifische Herkunft dieser Ammonitengruppe hindeuten. In vielen Zeitabschnitten ist die Überlieferung jedoch noch außerordentlich lückenhaft, und *Phlycticeras* stellt auch sonst meistens nur einen akzessorischen, teilweise sogar ausgesprochen exotischen Faunenbestandteil dar. Besonders deutlich wird dieser Umstand, wenn man das Auftreten von *Phlycticeras* nicht auf Zonenebene, sondern auf Subzonen- oder gar auf Faunenhorizont-Niveau betrachtet. Im Mittel-Callovium (Jason-Zone) erreicht die Gattung *Phlycticeras* schließlich ihre größte Verbreitung, ehe sie nach dem frühen Ober-Callovium (Athleta-Zone, Trezeense-Subzone) anscheinend nachkommenlos verschwindet. Endemische Entwicklungen sind in der Gattung *Phlycticeras* nicht erkennbar; selbst die indischen, chilenischen und mexikanischen Funde schließen sich engstens an Funde aus Europa an, so daß sich diese Gattung hervorragend für weitreichende Korrelationen zwischen verschiedenen Faunenprovinzen eignet.

3. Systematik der makroconchen Gattung *Phlycticeras*

Der hier vorgelegten taxonomischen Bearbeitung der Gattungen *Phlycticeras* und *Oecoptychius* legen wir im Gegensatz zur älteren Bearbeitung von SCHEURLEN (1928) im wesentlichen ein chronospezifisches Artkonzept zugrunde (vgl. WILLMANN 1985, 1987). Eine Chronospezies umfaßt die Summe aufeinanderfolgender Populationen mit einer gewissen, mitunter recht beachtlichen Variabilität, die sich über einen bestimmten stratigraphischen Abschnitt nicht signifikant verändert. Im Extremfall besitzt eine Chronospezies lediglich die Lebensdauer eines Faunenhorizonts (vgl. CALLOMON 1985). Letzteres ist stets dann der Fall, wenn es sich entweder um einen monospezifischen Faunenhorizont handelt, oder wenn die Evolutionsgeschwindigkeit der betrachteten Gruppe mit der Veränderlichkeit der den Faunenhorizont bestimmenden Arten ungefähr übereinstimmt. Eine kürzere Lebensdauer einer Chronospezies als die Dauer eines Faunenhorizonts ist dagegen definitionsgemäß nicht möglich (vgl. CALLOMON 1980, 1995). Eine Chronospezies kann aber auch durchaus über mehrere Faunenhorizonte, Subzonen oder gar Zonen hinweg verbreitet sein. Bei der Gattung *Phlycticeras* umfaßt die stratigraphische Reichweite einer Chronospezies ungefähr eine Zone. Es sollte daher möglich sein, mit wenigen oder im Idealfall sogar mit nur einem einzigen Individuum dieser Gattung auch ohne zusätzliche Informationen aus der Begleitfauna das Alter der Fundschicht auf die Zone genau angeben zu können. Aufgrund der Unkenntnis des stratigraphischen Fundniveaus und unzureichenden Materials sind früher häufig zahlreiche verschiedene Morphospezies beschrieben worden, die nun mit zunehmender Kenntnis klar innerhalb der Variationsbreite einer Chronospezies zu liegen kommen (vgl. KENNEDY & COBBAN 1976: 38ff.). Der älteste verfügbare Name einer Morphospezies aus dem betrachteten stratigraphischen Niveau wird der Chronospezies zugrunde gelegt, natürlich nur dann, wenn man durch das Vorliegen entsprechender Übergangsformen oder bei umfangreicherem Material mit statistischen Methoden untermauern kann, daß tatsächlich nur eine einzelne Art der Gattung in der betrachteten Zeiteinheit auftritt. Daneben wäre auch noch theoretisch denkbar, daß in verschiedenen biogeographischen Provinzen unterschiedliche Arten einer Gattung gleichzeitig auftreten könnten, was aber bei *Phlycticeras* offensichtlich nicht der Fall ist.

Familie Strigoceratidae BUCKMAN 1924
Unterfamilie Phlycticeratinae SPATH 1925

Gattung Phlycticeras HYATT 1900 [M]
(Syn.: *Lophoceras* PARONA & BONARELLI 1895 [*nom. praeocc.*],
Melendezia FERNÁNDEZ LÓPEZ 1985)

Typusart: *Ammonites pustulatus* REINECKE 1818.

Diagnose. – Hochmündige Ammoniten mit extrem scharfem und hohem, fein gezähneltem Hohlkiel, in den sich die radialen Rippen der Flanke fortsetzen. Hohlkiel zumindest im Jugendstadium hahnenkammartig gewellt. Schale mit Spiralstreifung. Kegelförmiger Windungsquerschnitt. Polyschizotomer Berippungsstil mit bis zu drei Knotenreihen, falcoide Berippung nur in juvenilen Stadien. Keine echten lateralen Furchen.

Phlycticeras aenigmaticum (FERNÁNDEZ LÓPEZ) [M]
Taf. 1, Fig. 1

v ? 1963 *Strigoceras* n. sp. aff. *dorsocavatum* (QUENSTEDT). – WENDT, S. 119, Taf. 18, Fig 1.
* 1985 *Melendezia aenigmatica* n. gen. n. sp. – FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 207, Taf. 17, Fig. 9 u. 11.

Holotypus: Orig. zu FERNÁNDEZ LÓPEZ 1985, Taf. 17, Fig. 11; Universidad Complutense de Madrid, Departamento de Paleontología, Inv.-Nr. 1CEZ/12.
Locus typicus: Cella, Ostspanien.
Stratum typicum: Ober-Bajocium, Garantiana-Zone, *robustus*- Horizont.
Nachweise: Zentralspanien, Normandie.

Beschreibung. – Der Holotypus von *Phlycticeras aenigmaticum* ist sicher noch kein adultes Exemplar, läßt aber bereits alle charakteristischen Gattungsmerkmale erkennen. So weist es, obwohl vom Beschreiber nicht erwähnt, eine deutliche Spiralstreifung auf. Auffällig ist der hahnenkammartig an- und abschwellende Hohlkiel, in den die Rippenskulptur hineinzieht. Wie bei anderen Phlycticeraten ist der Kiel außen noch zusätzlich fein gesägt. Gegenüber jüngeren Arten der Gattung ist *P. aenigmaticum* noch relativ weitnabelig und besitzt zumindest im vorliegenden Stadium noch fast keine aufgabelnden Rippen. Abgesehen von einer Innenwindung gehören die weiteren, von FERNÁNDEZ LÓPEZ (1985) als „*Melendezia* sp.“ abgebildeten Stücke nicht zu dieser Gattung und Art. In der Privatsammlung W. FISCHER (Schriesheim) befindet sich ein mit dem Holotypus gut vergleichbares Exemplar von *P. aenigmaticum* aus dem „Oolithe ferrugineuse de Bayeux“ von Port-en-Bessin (Normandie). FERNÁNDEZ LÓPEZ (1985) vermutete eine Dimorphenbeziehung dieser Art zu der im selben Zeitabschnitt vorkommenden, äußerst seltenen Art *Diplesioceras diplesium* BUCKMAN, deren Verwandtschaftsbeziehungen noch unklar sind.

Morphologisch sind jedoch kaum Beziehungen hierzu gegeben, abgesehen davon, daß auf den Innenwindungen von *P. aenigmaticum* gelegentlich leicht marginal verdickte Rippen vorkommen können. Das vollständigste, von uns identifizierte Exemplar von *P. aenigmaticum*, das jedoch noch immer vollständig gekammert ist, stammt wiederum aus dem „Oolithe ferrugineuse" von St.-Vigor bei Bayeux (Taf. 1, Fig. 1). Die Gesteinsausbildung der eisenoolithischen Matrix stimmt exakt mit derjenigen des kleineren Stücks von Port-en-Bessin überein. PAVIA (1994) und GAUTHIER et al. (1995, 1996) gaben eine Übersicht über den stratigraphischen Umfang des stark kondensierten „Oolite ferrugineuse de Bayeux". Dabei umfaßt der tiefere Abschnitt, aus dem auch *P. aenigmaticum* stammt, den Abschnitt von der basalen Humphriesianum-Zone bis zur älteren Parkinsoni-Zone. Der höhere Abschnitt umfaßt lediglich die jüngere Parkinsoni-Zone. Aus der Erhaltung der beiden Stücke ist zu schließen, daß sie, ebenso wie auch der exakt horizontiert gesammelte spanische Holotypus dieser Art, aus der Garantiana-Zone stammen. Das Stück von St.-Vigor war ursprünglich als *Strigoceras truellei* (D'ORBIGNY) bestimmt gewesen, von dem es sich jedoch deutlich durch den schlankeren Querschnitt, die radial stehende Skulptur und das völlige Fehlen der Lateralfurchen leicht unterscheiden läßt. Am Beginn des letzten Umgangs sind auch noch Reste des sonst abgebrochenen, messerscharfen Hohlkiels erhalten, der hahnenkammartig auf- und abschwillt und extern auch noch fein gesägt ist. Hier zeigt sich eine große Ähnlichkeit zu der jüngeren Art *P. dorsocavatum* (QUENSTEDT). *P. aenigmaticum* unterscheidet sich von letzterer Art durch eine gerundete statt steil überhängende Nabelwand, eine größere Nabelweite und einen noch schlankeren Querschnitt. Die innere Flanke ist etwas aufgewölbt, was zu einem Windungsquerschnitt in der Form eines Spielkegels führt. Die Rippenskulptur besteht vor allem aus Einfachrippen, die bis zur Flankenmitte radial verlaufen, um dort leicht anzuschwellen und anschließend einen recticostaten Verlauf zu nehmen. Die Rippen laufen in den Hohlkiel hinein. Gelegentlich spaltet sich von einer solchen retrocostaten Rippe oberhalb der Flankenmitte eine radiate Rippe ab, dazu können noch bis zu 2 weitere Sekundärrippen zwischengeschaltet sein, die keinen Kontakt mit einer Primärrippe besitzen. Die Spiralstreifung ist auf der calcitischen Ersatzschale gut erkennbar, insbesondere dort, wo unter dem vordersten, weggebrochenen Abschnitt des Phragmokons noch zusätzlich äußere Schalenschichten erhalten geblieben sind. In der Garantiana-Zone des „Oolithe ferrugineuse de Bayeux" kommen mit *S. symplectum* (BUCKMAN) auch Strigoceraten mit schlankem Windungsquerschnitt vor, die jedoch einen glatten, niedrigen Kiel besitzen und deren Rippenenden ganz außen etwas prorsiradiat vorschwingen (GAUTHIER et al. 1996, Taf. 13, Fig. 4).

Einen sehr ähnlichen Habitus wie *P. aenigmaticum* besitzt auch die Art *Oppelia praeradiata* DOUVILLÉ aus dem Unter-Bajocium (vgl. S. 29). Eine nahezu identische Skulptur weist außerdem die sehr schlanke Art *„Strigoceras" lenticulare* TAYLOR auf (TAYLOR 1988, Taf. 3, Fig. 8–9; TAYLOR & SMITH *in*: WESTERMANN 1991, Taf. 44, Fig. 1), die ebenfalls zu den Phlycticeratinae zu stellen sein dürfte. Letztere ist jedoch viel engnabeliger als *P. aenigmaticum*.

Bemerkungen. – Möglicherweise gehört ein von WENDT (1963) aus Westsizilien beschriebener, ungewöhnlich dichtrippiger Ammonit ebenfalls zu der Art *P. aenigmaticum*. Dieses sizilianische *„Strigoceras"* besitzt einen wellenförmig undulierenden, scharfen Hohlkiel, der allerdings weitgehend abgebrochen ist, und gehört damit jedenfalls sicher zur Gattung *Phlycticeras*. Dieses Exemplar fällt durch seinen sehr schlanken Windungsquerschnitt auf. Das Stück wurde zwar bislang der Zigzag-Zone des Unter-Bathoniums zugerechnet, doch fand sich in der Tübinger Sammlung aus derselben Fundschicht ein als „*Polyplectites* sp." etikettierter Ammonit, welcher der von FERNANDEZ LOPEZ (1985, Taf. 35, Fig. 4) als „*Polyplectites* n. sp. 1" beschriebenen Form aus der Garantiana-Zone entspricht, so daß damit zu rechnen ist, daß das *Phlycticeras* in Wirklichkeit aus der Garantiana-Zone stammt. Allerdings ist auch das von VINCENT et al. (1988) abgebildete *P. dorsocavatum* aus der Convergens-Subzone der Zigzag-Zone im Adultstadium auffällig dichtrippig im Vergleich mit den etwas jüngeren Vertretern derselben Art aus der Macrescens-Subzone.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2
Holotypus	48,0	24,4	13,0	10,5	30
J 9991	115,5	63	26,2	11,7	44

Phlycticeras buckmani (BRASIL) [M]
Taf. 1, Fig. 2

*1894 *Strigoceras Buckmani* nov. sp. – BRASIL, S. 42, Taf. 4, Fig. 4–5.

Holotypus: Orig. zu BRASIL 1894, Taf. 4, Fig. 4–5 (durch Monotypie), aus Coll. E. DESLONGCHAMPS.

Locus typicus: Sully, Normandie.

Stratum typicum: Oolithe ferrugineuse de Bayeux, Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone.

Nachweise: Bisher nur aus der Normandie bekannt. Ein Vorkommen in Südengland ist aufgrund von Funden entsprechender mikroconcher Partner sehr wahrscheinlich (s. u.).

Phlycticeras buckmani (BRASIL) war bisher nicht als zur Gattung *Phlycticeras* zugehörig erkannt worden, obwohl sich die in ähnlicher stratigraphischer Position auftretenden Strigoceraten (*Strigoceras bessinum* BRASIL, *Strigoceras gracile* [QUENSTEDT], *Strigoceras truellei* [D'ORBIGNY]) in ihrem Windungsquerschnitt, ihrer Nabelweite und besonders in der Ausbildung des Kiels signifikant unterscheiden. Die Windungshöhe scheint bei dieser Art wesentlich langsamer zuzunehmen als bei der stratigraphisch älteren Art *P. aenigmaticum*, was möglicherweise darauf hindeutet, daß die Art *P. buckmani* recht groß wurde, vergleichbar etwa mit den von CALLOMON & CHANDLER (1994) abgebildeten großwüchsigen Exemplaren von *Csernyeiceras verpillerense* (ROMAN & BOYER). Der von BRASIL (1894) in etwa doppelter Vergrößerung abgebildete Holotypus von *P. buckmani* ist bis zum Ende gekammert. Die Rippenskulptur besteht beim Holotypus noch fast ausschließlich aus Einfachrippen, die in den Hohlkiel hineinziehen. Im Bereich der Nabelkante sind die Rippen bereits schwach knotenartig verstärkt. Die Nabelwand ist steil abgeschrägt, aber nicht überhängend. Das Gehäuse erreicht seine maximale Breite im Bereich knapp oberhalb der Flankenmitte, so daß insgesamt ein spielkegelförmiger Windungsquerschnitt erreicht wird, dem der messerscharfe Hohlkiel aufsitzt.

Aus derselben Fundschicht (Parkinsoni-Zone) von Sully beschrieb BRASIL (1894) auch eine Art der mikroconchen Gattung *Oecoptychius*, *O. grossouvrei* (vgl. S. 22).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2
Holotypus	27	12	7	7	34

Phlycticeras dorsocavatum (Quenstedt) [M]

Taf. 1, Fig. 4–6; Taf. 3, Fig. 1–2

* 1857a *Ammonites dorsocavatus.* – Quenstedt, S. 545.
1857b *Ammonites dorsocavatus.* – Quenstedt, S. 526, Taf. 69, Fig. 24.
1865 *Ammonites Truellei* Orb. – Schloenbach, S. 173, Taf. 28, Fig. 2.
1886 *Ammonites dorsocavatus.* – Quenstedt, S. 564, Taf. 69, Fig. 6.
v 1887 *Ammonites pustulatus parkinsoni.* – Quenstedt, S. 754, Taf. 86, Fig. 7–9.
1909 *Amm. dorsocavatus* Qu. [*Strigoceras*]. – Rollier, S. 7.
v 1914 *Phlycticeras parkinsoni* Quenstedt sp. – Buckman, S. 99.
v 1928 *Phlycticeras parkinsoni* (Qu. 1887). – Spath, S. 90.
1928 *Strigoceras dorsocavatum* (Quenstedt). – Scheurlen, S. 10, Taf. 2, Fig. 1–2.
v 1928 *Strigoceras Parkinsoni* Qu. – Scheurlen, S. 11, Taf. 1, Fig. 1–4, 13–16, non Fig. 12 [= *Strigoceras septicarinatum* Buckman].
1930 *Petitclercia* sp. aff. *Oppelia Redlichi* Popovici-Hatzeg, 1905. – De Grossouvre, S. 378, Taf. 40, Fig. 1.
1958 *Strigoceras dorsocavatum* (Qu.). – Westermann, S. 53, Taf. 18, Fig. 1.
1967 *Strigoceras dorsocavatum* (Quenstedt). – Sturani, S. 55.
v 1972 *Eohecticoceras primaevum* (de Grossouvre)? – Hahn, S. 8, Taf. 2, Fig. 1–3.
v non 1975 *Strigoceras* aff. *dorsocavatum.* – Hinkelbein, Abb. 11 (Profilbeleg) [= *Oppelia flexa* Buckman].
non 1984 *Strigoceras dorsocavatum* (Quenstedt, 1857). – Galácz, S. 176, Taf. 2, Fig. 1.
v 1985 *Eohecticoceras primaevum.* – Schlegelmilch, S. 34, Taf. 5, Fig. 13.
v 1985 *Strigoceras dorsocavatum* (Qu. 1857). – Schlegelmilch, S. 67, Taf. 21, Fig. 1.
v 1986 *Eohecticoceras primaevum.* – Dietl, Abb. 3.
1987 *Strigoceras dorsocavatum* (Quenstedt). – Torrens, S. 107, Taf. 3, Fig. 7.
1988 *Strigoceras dorsocavatum* (Quenstedt). – Vincent et al., Taf. 1, Fig. 1–7.
non 1996 *Strigoceras dorsocavatum* Quenstedt. – Page, S. 47.
v 1996 *Strigoceras dorsocavatum.* – Dietze & Chandler, Abb. S. 160 Mitte, Abb. S. 164 Mitte rechts.
v 1997 *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt). – Dietze et al., S. 6.
v 1998 *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt) [M]. – Dietze & Chandler S. 110, Taf. 2, Fig. 2a, b.

Holotypus: Orig. zu Quenstedt 1857b, Taf. 69, Fig. 24 (durch Monotypie). Durch Pyritzersetzung zerstört.

Stratum typicum: Dentalienton-Formation, Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, vermutlich Macrescens-Subzone.

Nachweise: Süddeutschland, Norddeutschland, SE-Frankreich, Südengland, Österreich.

Bei der Art *P. dorsocavatum* wurde von Quenstedt (1857a) erstmals der Hohlkiel entdeckt und beschrieben. Der Fundhorizont blieb lange Zeit unklar, da der Holotypus im Bereich einer Bergsturzmasse gefunden wurde, und die dort aufgeschlossenen Tonsteine nicht zweifelsfrei einer bestimmten Formation zugeordnet werden konnten. Das Vorkommen im Unter-Bathonium wurde erst durch einen weiteren Fund im Unter-Bathonium von Bethel bei Bielefeld eingegrenzt (Westermann 1958). Ein weiteres adultes Exemplar aus der helvetischen Klippenzone vom Lainzer Tiergarten bei Wien wurde ebenfalls zusammen mit einer Fauna gefunden, deren Arten kein jüngeres Alter als Unter-Bathonium angeben (Trauth 1923, 1928). In der Dentalienton-Formation des Schwäbischen Jura wurden jedoch schon des öfteren Innenwindungen dieser Art gefunden, die bereits von Quenstedt (1887) unter dem Namen *Ammonites pustulatus parkinsoni* beschrieben wurden. Das von Torrens (1987) aus den französischen Seealpen bei Digne abgebildete Stück stammt ebenso wie Neufunde vom Ipf (östliche Schwäbische Alb) und bei Schwandorf (Oberpfalz) aus der Macrescens-Subzone (Dietze et al. 1997). Das hier abgebildete, horizontiert gesammelte Exemplar stammt von der Basis der eisenoolithischen

Schicht 4 des Varians-Ooliths von Bopfingen (vgl. Profil in DIETL & KAPITZKE 1983, Abb. 2).

Im Steinbruch am Winnberg bei Sengenthal (westliche Frankenalb) findet sich die Art als große Seltenheit in der Bank 12 (Numerierung nach CALLOMON et al. 1987), die eine kondensierte Fauna des Unter- und Mittel-Bathoniums enthält. VINCENT et al. (1988) konnten *Phlycticeras dorsocavatum* in der Convergens- und Macrescens-Subzone des Nièvre nachweisen. Ein einzelnes Exemplar von *P. dorsocavatum* (QUENSTEDT) fand sich inzwischen auch im „Zigzag Bed“ (Zigzag-Zone) von Südengland (DIETZE & CHANDLER 1998, im Druck).

Beschreibung. – *Phlycticeras dorsocavatum* wurde aufgrund seiner Spiralstreifung bisher zur Gattung *Strigoceras* gestellt, wobei bereits QUENSTEDT (1887: 752) die morphologischen Beziehungen zu *Phlycticeras pustulatum* auffielen. Die artliche Identität der von QUENSTEDT als *Ammonites pustulatus parkinsoni* beschriebenen pyritisierten Innenwindungen mit seinem *Ammonites dorsocavatus* war ihm jedoch noch nicht bewußt. Wie bei der stratigraphisch älteren Art *P. buckmani* (BRASIL) ist auch *P. dorsocavatum* deutlich weitnabeliger als typische Vertreter der Gattung *Strigoceras* und besitzt außerdem keine lateralen Furchen, sondern im Bereich der Flankenmitte bereits leicht knotenartig verdickte Rippen sowie den für Phlycticeraten typischen, skulpturierten Hohlkiel, der wie bei dem Exemplar vom Lainzer Tiergarten bis zu einem bestimmten Stadium leicht hahnenkammartig gewellt sein kann (SCHEURLEN 1928, Taf. 2, Fig. 2). Wie bei der abgebildeten Innenwindung (Taf. 3, Fig. 2) sichtbar ist, beginnt sich dieser hahnenkammartige Kiel erst allmählich bei einem Durchmesser von knapp 1 cm zu entwickeln, wobei der Kiel halbkreisartig ausgestanzt wirkt. Bei einem Durchmesser von etwa 4 cm durchläuft der Kiel ein kurzes glattes Stadium, ähnlich wie bei der Gattung *Strigoceras*, ehe er kurz darauf durch die hineinlaufenden Rippen sägezahnartig skulpturiert wird. Auf der Außenkante des Kiels ist darüber hinaus bei guter Erhaltung noch eine feine Zähnelung vorhanden. Die steile, deutlich überhängende Nabelkante wird von nach innen gerichteten schwachen Knötchen verziert, von denen die Rippen ausgehen. Die Rippen spalten gelegentlich polyschizotom auf, wobei sich der erste Spaltpunkt im Bereich der Flankenmitte, der zweite in ventromarginaler Position befindet. Bei großen Exemplaren oder bei Schalenerhaltung kann man eine kräftige Spiralstreifung erkennen. Dies ist sogar bei einem der von QUENSTEDT (1887, Taf. 86, Fig. 7) als *A. pustulatus parkinsoni* beschriebenen Innenwindungen noch partiell erkennbar. Eigentümlicherweise wurden diese Innenwindungen von HAHN (1972) als „*Eohecticoceras primaevum* (DE GROSSOUVRE)“ angesprochen, eine Fehlbestimmung, der sich auch SCHLEGELMILCH (1985) und DIETL (1986) ohne Prüfung anschlossen. *Eohecticoceras primaevum* besitzt jedoch weder Spiralstreifung noch einen Hohlkiel, und auch die Rippenskulptur ist keinesfalls polyschizotom. Das Windungsfragment eines Phragmokons von etwa 20 cm Durchmesser vom Ipf (östliche Schwäbische Alb) weist einen hohen, sehr schmalen und glatten Kiel ohne Zähnelung auf, da die Rippen vor Erreichen des Kiels nahezu erlöschen. Im adulten Zustand dürfte die Art *Phlycticeras dorsocavatum* einen Durchmesser von etwa 30 cm erreicht haben.

Bemerkungen. – Das Vorkommen der Art „*Strigoceras dorsocavatum*“ bzw. „*S.* aff. *dorsocavatum*“ wird aber auch aus der Subcontractus- und aus der Morrisi-Zone von Frankreich erwähnt (ELMI 1967: 262, GABILLY & ELMI *in*: MANGOLD et al. 1971). Da diese Funde nicht abgebildet wurden, ist eine kritische Beurteilung nicht möglich. Immerhin wären durch solche Funde die stratigraphischen Nachweislücken zwischen dem Unter- und dem Ober-Bathonium einigermaßen geschlossen. Bei einem sehr fragmentarischen, von Galácz (1984) als „*Strigoceras* cf. *dorsocavatum*“ bestimmten Stück aus der Subcontractus-Zone des Mittel-Bathoniums von Ungarn dürfte es sich jedoch aufgrund deutlicher ventrolateraler Knötchen eher um einen Vertreter der gleichfalls zu den Strigoceratidae gehörenden Gattung *Strungia* Arkell handeln.

Das von Arkell (1951, Taf. 1, Fig. 1) als *Vastites vastus* abgebildete Stück aus dem Unter-Bathonium von Südengland hat entgegen der Mutmaßung von Page (1996: 47) sicher nichts mit *Phlycticeras dorsocavatum* zu tun, sondern schließt in allen Merkmalen an die stratigraphisch eigentlich viel ältere Gattung *Shirbuirnia* Buckman an. Der Windungsquerschnitt adulter Exemplare ist bei *P. dorsocavatum* viel höher. Der Holotypus von *Vastites vastus* verliert bereits bei einem Durchmesser von weniger als 10 cm seinen Kiel, während ein solcher bei einem uns vorliegenden Exemplar von *P. dorsocavatum* bei doppeltem Durchmesser noch immer deutlich ausgeprägt vorhanden ist. *Vastites* weist nach Arkell (1951, Fig. 2) eine gerundete Nabelkante auf, während diese bei *P. dorsocavatum* beinahe rechtwinklig ist und steil abfällt. Auch die bei *Vastites* auf den Innenwindungen sichtbare radiale Streifung ist bei *P. dorsocavatum* nicht vorhanden, während *Vastites* umgekehrt keine Spiralstreifung erkennen läßt.

Nicht unähnlich zu Innenwindungen von *P. dorsocavatum* (Qu.) ist die im Aalenium/Bajocium-Grenzbereich (Malarguensis-Zone) von Chile vorkommende Art „*Oppelia*“ *moerickei* Jaworski, die von Westermann & Riccardi (1972) zur Gattung *Planammatoceras (Pseudaptetoceras)* gestellt wurde. Diese Art besitzt auch einen schlanken, hohen, leicht abbrechenden Hohlkiel und stellt wahrscheinlich eine Vorläuferform der Phlycticeraten dar (vgl. S. 28).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2
SMNS 63235	66,7	37,2	16,5	6,8	47
SMNS 63441/1	29,9	16,5	8,9	3,8	43
GPIT 1839	19,5	11,5	8,3	2,5	35
SMNS 28449/1	19	10	7	2,8	30
SMNS 63448	14,8	8,0	?	2,5	28

Phlycticeras scheurlenae nom. nov. [M]
pro *Ammonites pustulatus giganteus* Quenstedt nom. praeocc.

Taf. 2, Fig. 1–2; Taf. 3, Fig. 4

v 1887 *Ammonites pustulatus giganteus*. – Quenstedt, S. 753, Taf. 86, Fig. 6.
v 1914 *Phlycticeras giganteum* Quenstedt sp. – Buckman, S. 90.
v 1928 *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). – Scheurlen, S. 14, 21, Taf. 3, Fig. 27.
v 1985 *Phlycticeras giganteum* (Qu. 1887). – Schlegelmilch, S. 49, Taf. 9, Fig. 13.
1994 *Phlycticeras* sp. – Fernández López et al., S. 192, Taf. 1, Fig. 3.
v 1994 *Phlycticeras* sp. – Gröschke & Hillebrandt, S. 260

Holotypus: Orig. zu Quenstedt 1887, Taf. 86, Fig. 6, GPIT; hier erneut abgebildet Taf. 2, Fig. 1.

Locus typicus: „Brunnental“ bei Albstadt-Laufen, westl. Schwäbische Alb.

Stratum typicum: Ober-Bathonium, Orbis-Zone.

Derivatio nominis: Nach Frau Dr. Hertha Kneser geb. Scheurlen (1900–1980), die als erste eine ausführliche Revision der Gattung *Phlycticeras* in Angriff nahm (Scheurlen 1927, 1928).

Material: Holotypus und mehrere Fragmente.

Nachweise: Süddeutschland, Nordchile, Ostspanien (mündl. Mitt. J. H. CALLOMON, London).

Diagnose. – Weitnabelige und verhältnismäßig schlanke Art der Gattung *Phlycticeras* mit einer Reihe ausgeprägter umbilikaler Knoten und knotenartiger Rippenverstärkungen auf der Flankenmitte. Die Rippen gabeln sich auf der Flankenmitte weiter auf. Eine ventromarginale Knotenreihe ist noch nicht entwickelt.

Beschreibung (vgl. SCHEURLEN 1928: 21). – Der am Holotypus weitgehend abgebrochene Hohlkiel ist durch hineinlaufende Rippen skulpturiert und läßt darüber hinaus ein hahnenkammartiges Pendeln erkennen.

Der Holotypus dieser Art wurde nach QUENSTEDTS Angaben im „Macrocephalus-Oolith" vom Brunnental bei Albstadt-Laufen gefunden. Damals wurde jedoch noch nicht zwischen dem eigentlichen Macrocephalen-Oolith und dem unmittelbar darunterfolgenden Orbis-Oolith (früher „Aspidoides-Oolith") differenziert. Lithologisch besteht dort auch kein zwingender Grund für eine solche Trennung, und darüber hinaus tritt die Ammonitengattung *Macrocephalites* als Seltenheit auch bereits im Orbis-Oolith auf (DIETL 1981). Isolierte Fossilien aus verwittertem Oolithgestein können häufig nicht sicher einem der beiden Schichtglieder zugeordnet werden. Vergleichsstücke von angewitterten Fossilien aus dem Orbis-Oolith von Albstadt-Pfeffingen oder Albstadt-Laufen lassen keinerlei faziellen Unterschied zur Matrix des *Phlycticeras scheurlenae* nom nov. erkennen. Der Orbis-Oolith der Balinger Alb umfaßt biostratigraphisch meist nur den *orbis*-Horizont der Orbis-Zone des Ober-Bathoniums (DIETL 1981), gelegentlich ist aber auch noch ein Faunenhorizont der Discus-Zone (*hochstetteri*-Horizont) nachweisbar (DIETL 1994). Der Fund dürfte mit Sicherheit aus dem Orbis-Oolith stammen, weil im basalen Callovium mit *P. mexicanum* SANDOVAL & WESTERMANN bereits eine deutlich fortgeschrittenere Chronospezies von *Phlycticeras* auftritt, die eine zusätzliche ventromarginale Knotenreihe aufweist. Die Lithofazies der Schichten mit dem *hochstetteri*-Horizont bei Albstadt-Laufen unterscheidet sich außerdem deutlich von derjenigen des Holotypus von *Phlycticeras scheurlenae* n. sp. Ein in der Skulpturentwicklung mit dem Holotypus von *P. scheurlenae* nom. nov. vergleichbares Stück aus einer Serie von insgesamt 8 Exemplaren mit sehr ausgeprägter umbilikaler und lateraler, aber ohne zusätzliche ventromarginale Knotenreihe wurde von FERNANDEZ LOPEZ et al. (1994) aus dem Ober-Bathonium (Steinmanni-Zone) von Nord-Chile abgebildet. Das Vorkommen in Nord-Chile läßt sich durch das gleichzeitige Auftreten der mediterranen Arten *Prohecticoceras blanazense* ELMI und *Hemigarantia* cf. *julii* (D'ORBIGNY) sehr gut mit der tethyalen Orbis-Zone (Blanazense-Subzone) korrelieren, was nun auch durch die Entwicklungshöhe der Phlycticeraten eine Bestätigung findet. Ein weiteres horizontiertes Exemplar aus demselben chilenischen Profil wurde von GRÖSCHKE & HILLEBRANDT (1994: 260) erwähnt. Obwohl es sich nur um ein Fragment handelt, sind sowohl die gut ausgebildeten umbilikalen Knötchen wie auch die lateralen Knoten deutlich erkennbar (Taf. 2, Fig. 2). Ventromarginale Knötchen sind nicht entwickelt, statt dessen spalten die Rippen polyschizotom auf, wobei zusätzliche Schaltrippen vorkommen. Damit entspricht dieses Fragment dem Adultstadium des Holotypus von *P. scheurlenae* nom. nov. Der Latexabguß eines weiteren adulten Fragments stammt aus Caracoles (Nordchile, leg. V. COVACEVICH). Es war dort zunächst dem Callovium zugerechnet worden. Der Verbleib des Originalstücks ist leider unbekannt (freundl. Mitt. Dr. PEREZ D'A., Santiago).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
Holotypus	123	63	43	24,5	43	11	11	–
D_{max}	137							
SP 159/4	37,5	17,2	13	9,6	25	?	?	?

Phlycticeras mexicanum Sandoval & Westermann [M]

Taf. 3, Fig. 5–6; Taf. 4, Fig. 1–4

v 1963 *Phlycticeras* cf. *pustulatum* (Reinecke). – Wendt, S. 72.
v 1983 *Phlycticeras* sp. – Callomon et al., S. 5.
v 1988 *Phlycticeras* cf. *polygonium* (Zieten). – Callomon et al., S. 369.
* 1990 *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann n. sp. – Sandoval et al., S. 121, Taf. 4, Fig. 2–4.

Holotypus: Orig. zu Sandoval et al. 1990, Taf. 4, Fig. 3.
Locus typicus: Arroyo del Rincon bei Coauilote, S-Mexiko.
Stratum typicum: Tecoajunca-Gruppe, Unter-Callovium, Bodenbenderi-Zone, *Frickites*-Assoziation.
Auftreten in Südwestdeutschland: Unter-Callovium, Herveyi-Zone, Keppleri-Subzone, *quenstedti*-Horizont.
Nachweise: Mexiko, Nordchile, Sizilien, Süddeutschland, Ostschweiz.

Diagnose. – Art der Gattung *Phlycticeras* mit schlankem Windungsquerschnitt, 3 gut ausgebildeten Knotenreihen und streng polyschizotomer Berippung.

Beschreibung. – Bei *Phlycticeras mexicanum* handelt es sich um eine extrem seltene Art, die jedoch, nach dem vorliegenden Material zu urteilen, anscheinend eine verhältnismäßig geringe morphologische Variabilität aufweist. Charakteristisch sind vor allem das Auftreten von 3 ausgeprägten Knotenreihen auf der Nabelkante, der Flankenmitte und auf dem äußeren Flankendrittel sowie ein verhältnismäßig schlanker Windungsquerschnitt. Bei Schalenerhaltung ist der fein gezähnelte Hohlkiel kaum vom Gehäuse abgesetzt. Bei abgebrochenem Kiel entsteht eine glatte, relativ breite Externseite, so daß die Sekundärrippen dann wesentlich kürzer erscheinen.

Ein der Art *P. mexicanum* zuzurechnendes Fragment mit drei Knotenreihen und Resten des Kiels wurde von v. Hillebrandt in einer Schicht wenige Meter oberhalb des oben erwähnten Stücks von *P. scheurlenae* nom. nov. im Profil Quebrada San Pedro (Nordchile) gefunden. Bei diesem Stück ist die Strecke zwischen der umbilikalen und der lateralen Knotenreihe stärker gekrümmt als bei den übrigen Exemplaren, doch dürfte dies auf innerartliche Variabilität zurückzuführen sein, insbesondere wenn man die Verhältnisse bei jüngeren, besser bekannten Phlycticeraten betrachtet. Ein gut erhaltener Altfund eines körperlich erhaltenen juvenilen Exemplars stammt ebenfalls aus Caracoles (leg. J. Corvalán), doch ist dessen Fundhorizont leider nicht bekannt. Er weist eine sehr kräftige Beknotung auf, wobei von den ventromarginalen Knoten oft 3 oder gelegentlich sogar 4 Rippen auszugehen scheinen. Dies beruht aber nur auf rasch aufeinanderfolgenden Skulpturunregelmäßigkeiten, wobei die hinteren Äste der polyschizotomen Rippen zugunsten der jeweils vorhergehenden Rippen unterdrückt sind. Ein weiteres, juveniles Exemplar aus Nordchile liegt in körperlicher, verkieselter Erhaltung vor. Bemerkenswert ist dessen Hohlkiel, der von der einen stumpfen Winkel bildenden Externseite deutlich abgesetzt erscheint, was bei dem Stück aus Bopfingen (östliche Schwäbische Alb) und besonders auch bei dem Exemplar aus Anwil ganz identisch beobachtet werden kann. Das von Wendt (1963) aus Westsizilien erwähnte fragmentarische Exemplar ist stark abgerieben und wird deswegen nicht abgebildet. Es kann jedoch aufgrund der noch recht gut erhaltenen, dichten ventromarginalen Knotenreihe und seines schlanken Windungsquerschnitts zweifelsfrei der Chronospezies *P. mexicanum* zugeordnet werden.

Bemerkungen. – Die mexikanischen Stücke aus der Typusserie wurden teilweise dem Unter-Callovium zugerechnet, teilweise aber auch noch dem Ober-Bathonium. Die letztere Einstufung beruht im wesentlichen auf dem Vorkommen der Gattung *Lilloettia*, der man wie in Südamerika ein Ober-Bathonium-Alter unterstellt. Das abgebildete Stück der Art *P. mexicanum*, das angeblich aus dem Ober-Bathonium stammt (Sandoval et al. 1990, Taf. 4, Fig. 4), stimmt morphologisch vollkommen mit den jüngeren Exemplaren aus dem Unter-Callovium überein. Die Phlycticeraten, die in Südamerika in einer vergleichbaren oberbathonischen Faunenvergesellschaftung mit *Lilloettia* auftreten, unterscheiden sich jedoch deutlich und wurden deswegen der Chronospezies *P. scheurlenae* nom. nov. zugerechnet (s.o.). Wir vermuten, daß hier eine Verwechslung stattgefunden hat und das angeblich ältere mexikanische Stück ebenfalls aus der etwas jüngeren *Frickites*-Assoziation stammt. Aufgrund des starken Endemismus im Bathonium/Callovium-Grenzbereich der andinen Faunenprovinz war eine Korrelation der dortigen Faunenabfolge mit der europäischen Standard-Zonierung schwierig (vgl. Westermann 1996). Diese Korrelation wird durch die Kenntnis der Phlycticeraten-Abfolge erleichtert, mit der jetzt erstmals ein Erkennen der Callovium-Untergrenze ermöglicht wird.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
SMNS 60712	101,5	51	~23,6	18	38	10	9	18
PIMUZ 017205	50	24	18,4	10,7	38	13	6	20
SMNS 28688	33,7	17,8	11,3	5,2	~33	?	8	?
leg. Corvalán	24,3	11,7	8,8	5,3	32	11	7	11
Hillebr., 150995/5	20,3	9,0	8,1	5,0	?	11	9	15

Phlycticeras fuerstenbergi n. sp. [M]

Taf. 4, Fig. 5

1924 *Stringoceras pustulatum* Reinecke. – Roman & Debrun, S. 68, Taf. 3, Fig. 14.
? 1919 *Stringoceras pustulatum* Reinecke sp. 1918. – Couffon, S. 23 pars [aus „Macrocephalus-Zone"].
1928 *Phlycticeras* n. sp. – Scheurlen, S. 28.
cf. 1951 *Phlycticeras pustulatum* Rein. sp. *Giganteum*-Stadium Qu. sp. – Jeannet, S. 106, Taf. 32, Fig. 8.
1967 *Phlycticeras pustulatum* (Rein.). – Elmi, S. 394, 404, 409, 427, ? S. 375, 429; non S. 396.
1996 *Phlycticeras* cf. *pustulatum* (Reinecke). – Mangold et al., Taf. 2, Fig. 3.

Holotypus: Orig. zu Taf. 4, Fig. 5; aufbewahrt an den Fürstlich-Fürstenbergischen Sammlungen in Donaueschingen, Inv.-Nr. Pz. 2109.2.

Locus typicus: Gutmadingen, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Ornaten-Oolith („Geisinger Oolith"), Unter-Callovium, Koenigi-Zone, Curtilobus-Subzone, *subcostarius*-Horizont.

Derivatio nominis: Nach der Herkunft aus den ehemaligen fürstenbergischen Erzgruben bei Gutmadingen.

Nachweise: Süddeutschland, Westfrankreich, Ostfrankreich, Polen.

Diagnose. – Art der Gattung *Phlycticeras* mit schmalem Windungsquerschnitt und drei Knotenreihen, von denen die ventromarginale durch Einschaltung von zusätzlichen Rippen weiterständige Knoten aufweist.

Beschreibung. – Der körperlich erhaltene Holotypus vom *P. fuerstenbergi* n. sp. besteht aus einem bis zum Ende gekammerten Steinkern aus einer graublauen bis grünlichen, kalkigen Matrix mit darin eingesprengten dunkelbraunen Eisenooiden. Das Stück ist verhältnismäßig schlank, weitnabelig und besitzt eine gerundete Nabelkante. Auf der schlechter erhaltenen Rückseite läßt sich allerdings erkennen, daß auf der Nabelkante noch kräftige Hohlstacheln aufsaßen. Die weitere Skulptur besteht aus einer dichten lateralen und einer weiterständigen marginalen Knotenreihe, wobei die breite Basis der marginalen Knoten besonders auffällt. Die Knoten sind durch Rippen verbunden, wobei sich die Rippen an den Marginalknoten regelmäßig aufspalten. Zwischen benachbarten Marginalknoten sind zusätzliche Rippen eingeschaltet, die entweder von den Lateralknoten oder direkt von den (nicht mehr vorhandenen) umbilikalen Knoten ausgehen. Die gesamte Oberfläche des Steinkerns, besonders aber die Knotenbasen und der Kielboden, ist von unzähligen winzigen Conellen bedeckt. Eine Spiralstreifung ist nicht erkennbar. Die Ventralseite ist abgeplattet und glatt. Die abgeplattete Fläche ist in mehrere hintereinanderfolgende breitere und schmälere Abschnitte gegliedert. Dies dürfte mit einem ursprünglich hahnenkammartigen Auf- und Abschwellen des nunmehr abgebrochenen Hohlkiels zu tun haben. Dieser scharfe Hohlkiel ist nur noch am Beginn des letzten Umgangs erkennbar. Er erreicht dort eine Höhe von etwa 2,5 mm.

Differentialdiagnose. – *P. fuerstenbergi* n. sp. unterscheidet sich von der älteren Art *P. mexicanum* durch einen etwas breiteren Windungsquerschnitt und die Zwischenschaltung von zusätzlichen Rippen zwischen die dadurch weiter auseinanderrückenden ventromarginalen Knoten. Die umbilikale Knotenreihe ist hingegen ebenfalls noch gut ausgeprägt. Bei der jüngeren Art *P. polygonium* s. str. spalten die Rippen im äußeren Flankendrittel in der Regel nicht mehr weiter auf (Ausnahmen kommen nur bei Richtungswechseln der Skulpturorientierung vor). Bei *P. polygonium* var. *nodosum* sind die ventromarginalen Knoten stärker in die Rippen integriert, darüber hinaus besitzt diese Varietät einen wesentlich breiteren Windungsquerschnitt und viel schwächere sowie im Laufe der Ontogenese rascher erlöschende Umbilikalknötchen.

Bemerkungen. – Der Holotypus von *P. fuerstenbergi* n. sp. entspricht in seinen Abmessungen nahezu vollständig den Werten, die Scheurlen (1928: 28) für ein von demselben Fundort stammendes Exemplar angibt, das ihr jedoch nur als Gipsabguß aus der Münchner Sammlung vorlag. Leider ist dieser Abguß nicht mehr vorhanden, so daß auch nicht mehr festzustellen ist, wo sich das Originalstück befindet. Dieses Stück soll jedoch im Gegensatz zum hier vorliegenden Holotypus noch deutliche Spiralstreifung gezeigt haben, so daß es sich wohl nicht um dasselbe Stück gehandelt haben kann. Couffon (1919) erwähnte das Vorkommen von *P. „pustulatum“* auch schon in seiner „Macrocephalus-Zone“. Nach seiner Beschreibung bezog er in diese Art Phlycticeraten mit einer ausgeprägten ventromarginalen Knotenreihe ein.

Das von Mangold et al. (1996) aus dem stark kondensierten Oolith von Balin (Polen) abgebildete Stück, das zweifellos zu *P. fuerstenbergi* n. sp. zu stellen ist, dürfte aus einem verglichen mit dem Holotypus ähnlichen stratigraphischen Niveau stammen. In der beschriebenen Fauna von Balin wurden nämlich noch eine ganze Reihe weiterer Faunenelemente angeführt und abgebildet, die im *subcostarius*-Horizont von Gutmadingen vorkommen, darunter sogar die Indexart dieses Horizonts, *Oxycerites subcostarius* (Oppel). Im selben Faunenhorizont kann mit *Oecoptychius* *globosus* nom. nov. als große Seltenheit auch der mikroconche Partner von *P. fuerstenbergi* n. sp. identifiziert werden (s.u.). Aus dem Unter-Callovium der Ardèche (Naves) liegt uns auch ein *Phlycticeras* vor (Taf. 6, Fig. 1), das morphologisch zwischen *P. mexicanum* Sandoval & Westermann und *P. fuerstenbergi* n. sp. vermittelt, indem die Lateralknoten schon weiter auseinanderrücken, während die Marginalknoten noch wie bei *P. mexicanum* in lückenloser Reihe aufeinanderfolgen. In demselben Handstück wie das *Phlycticeras* fanden sich noch *Parapatoceras tuberculatum* (Baugier & Sauzé), *Chanasia* sp. sowie zwei Exemplare von *Reineckeites* sp. aus der *pictava*-Gruppe. Damit kann die Fundschicht dem „Horizon à *Tyranna/Pictava*" zugeordnet werden, der ungefähr mit der basalen Koenigi-Zone parallelisiert werden kann (Callomon et al. 1989, Thierry et al. 1997, Tab. VIIIa).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
Holotypus	47,8	23,3	18,3	11,2	37	18	~9	~10

Phlycticeras polygonium (Zieten) [M]

Taf. 5, Fig. 1–3; Taf. 6, Fig. 2–4; Taf. 7, Fig. 1–4

v*1833 *Ammonites polygonius* nobis. – Zieten, S. 21, Taf. 15, Fig. 6.
v 1846 *Ammonites pustulatus Suevicus*. – Quenstedt, S. 134, Taf. 9, Fig. 23.
1847 *Ammonites cristagalli* d'Orbigny. – d'Orbigny, S. 434, Taf. 155, Fig. 1–3.
1875 *Amaltheus polygonius* Zieten. – von Ammon, S. 41.
1875 *Amaltheus Schaumburgi*. – Waagen, S. 41, Taf. 9, Fig. 1.
v 1887 *Ammonites pustulatus suevicus*. – Quenstedt, S. 755, Taf. 86, Fig. 10–12.
v 1887 *Ammonites pustulatus laevigatus*. – Quenstedt, S. 757, Taf. 86, Fig. 17, 18, 20.
1895 *Lophoceras polygonium* (Ziet.). – Parona & Bonarelli, S. 91, Taf. 2, Fig. 2.
v 1908 *Ammonites (Strigoceras) pustulatus* Rein. sp. var. *suevicus* Qu. – Engel, Taf. 3, Fig. 22.
v 1914 *Phlycticeras paronai* n. sp. – Buckman, S. 90.
1919 *Stringoceras cristagalli* d'Orbigny 1847 sp. – Couffon, S. 22, Taf. 13, Fig. 2.
1928 *Stringoceras polygonium* Zieten. – Sayn & Roman, S. 150.
v 1928 *Phlycticeras pustulatum* (Rein.) aut. – Scheurlen, S. 14, Taf. 3, Fig. 5–10, 13–26, non Fig. 27 [= *P. scheurlenae* n. sp.], Taf. 4, Fig. 1, 2–4, ? Fig. 7.
1951 *Phlycticeras pustulatum* Rein. sp. cf. var. *suevica* Qu. sp. – Jeannet, S. 105, Taf. 32, Fig. 5.
v 1956 *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). – Zeiss, S. 13.
1958 *Phlycticeras pustulatum* Rein. var. *madagascariensis* nov. var. – Collignon, Taf. 28, Fig. 113–114.
1967 *Phlycticeras polygonium* (Ziet.). – Elmi, S. 396.
v 1985 *Phlycticeras polygonium laevigatum* (Qu. 1887). – Schlegelmilch, Taf. 9, Fig. 12.
v 1985 *Phlycticeras polygonium* (Zieten 1830). – Schlegelmilch, Taf. 9, Fig. 11.
1988 *Phlycticeras polygonium* Zieten in Parona & Bonarelli. – Cariou et al., Fig. 7.
1994 *Phlycticeras cristagalli* (d'Orbigny, 1847). – Mangold & Cariou *in*: Fischer, S. 141, Taf. 60, Fig. 5.

Holotypus: Orig. zu Zieten 1833, Taf. 15, Fig. 6 (durch Monotypie); aufbewahrt am British Museum, London, Inv.-Nr. 39699 (vgl. Crick 1900; Phillips 1977); hier erstmals fotografisch abgebildet (Taf. 5, Fig. 3).

Locus typicus: Gammelshausen bei Bad Boll, Baden-Württemberg.

Stratum typicum: Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone.

Nachweise: Süddeutschland, Westalpen, Ostschweiz, Spanien, Vorderindien, Madagaskar.

Beschreibung. – Die Art *P. polygonium* ist im Gegensatz zu den älteren Chronospezies der Gattung besonders in den frühen ontogenetischen Stadien außerordentlich variabel, so daß es nicht verwundert, daß früher eine ganze Reihe von

Formvarianten unterschieden wurden, oder einzelne Exemplare gar Anlaß zur Aufstellung eigener Arten gaben. Das uns vorliegende Material schart sich um 2 Morphotypen (Abb. 2), von denen einer relativ schlank bleibt und nur umbilikale und laterale Knoten aufweist (*polygonium* s. str.), während der andere noch bis ins Adultstadium marginale Knoten ausbildet und auch deutlich dicker wird (var. *nodosum* Quenstedt, s. u.). Das meiste Material der Gattung *Phlycticeras*, das von Scheurlen (1928) bearbeitet wurde, stammt aus der Jason-Zone des Mittel-Calloviums und gehört zu dieser Chronospezies. Innere Windungen von *P. polygonium* weisen bei günstiger Erhaltung noch eine umbilikale Knotenreihe auf, die auch von Zieten (1833) bei seiner Erstbeschreibung erwähnt wurde. Die laterale Knotenreihe ist meistens gut ausgebildet, während marginale Knoten bei typischen Exemplaren nur auf den innersten Windungen differenziert sind. Weiter außen gehen von der lateralen Knotenreihe radiale, gelegentlich aufspaltende Rippen aus. Die Ausbildung des Hohlkiels ist häufig hahnenkammartig, was jedoch keineswegs zur Abtrennung einer eigenen Art *P. paronai* Buckman ausreicht, zumal gerade das von Buckman zum Holotypus von *P. paronai* ausgewählte Stück die gewöhnlichen Skulpturmerkmale von *P. polygonium* ausgezeichnet wiedergibt. Gelegentlich ist die Skulptur sehr stark reduziert, so daß lediglich Rippen, aber fast keine Knötchen mehr vorhanden sind (var. „*laevigatum*" Quenstedt). Solche wenig skulpturierten Formen besitzen stets gleichzeitig einen verhältnismäßig schlanken Windungsquerschnitt.

Die Art *P. polygonium* erreichte Durchmesser von über 20 cm (Taf. 5, Fig. 1). Vollständige Exemplare dieser Größe gehören zu den größten Seltenheiten, doch kommen öfter Schalenfragmente von solchen Riesenformen vor, aus denen ersichtlich wird, daß die kleineren Exemplare lediglich ein wesentlich größeres Erhaltungspotential besaßen. Dies gilt ganz besonders für die tonige Fazies in Südwestdeutschland, aber auch dort konnten bei Grabungen in den Tonsteinen der Ornatenton-Formation Schalenfragmente von großwüchsigen Individuen geborgen werden.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
Holotypus	28,2	14,8	14,2	5,5	15	6	3	–
SMNS 63510	220,0	102,0	~77	48,5	42	–	–	–
dito	~130	~65	~36	27,0	?	12	11	–
SMNS 63451/1	111,5	49,5	42	30,5	–	(9)	–	–
SMNNS 62408/9	61,0	32,0	26,3	13,5	28	(8)	6	–
SMNS 62408/3	44,8	23,3	19,3	8,4	19	(7)	3–4	–
SMNS 63453/2	32,0	17,7	13,3	5,0	–	–	–	–

Phlycticeras polygonium (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt [M]

Taf. 7, Fig. 5; Taf. 8, Fig. 1–4, 6–8

1847 *Ammonites pustulatus* Haan. – d'Orbigny, Taf. 154, Fig. 1–2, non Fig. 3.
v 1857 *Ammonites pustulatus*. – Quenstedt, S. 525, Taf. 69, Fig. 31–33.
v 1887 *Ammonites pustulatus*. – Quenstedt, S. 751 f, Taf. 86, Fig. 1–5.
v 1887 *Ammonites pustulatus nodosus*. – Quenstedt, S. 756 f., Taf. 86, Fig. 13, 16–19.
v 1908 *Ammonites (Strigoceras) pustulatus* Rein. sp. var. *franconicus* Qu. – Engel, Taf. 3, Fig. 22a.
v 1928 *Phlycticeras pustulatum* (Rein.) aut. – Scheurlen, S. 14, Taf. 3, Fig. 1–2, 3–4, 11–12, Taf. 4, Fig. 1, 5–6.
v 1985 *Phlycticeras pustulatum nodosum* (Qu. 1887). – Schlegelmilch, Taf. 9, Fig. 10.
v 1985 *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). – Gröschke, S. 32.
1997 *Phlycticeras* gr. *pustulatum* (Reinecke). – Jain, Fig. 2.

Die Abtrennung einer Morphospezies „*nodosum*“ von *Phlycticeras polygonium* (Zieten) s. str. auf Artniveau ist nicht möglich, da innerhalb einer gleichaltrigen Population lückenlose Übergangsformen auftreten. Wir unterscheiden deswegen lediglich eine Varietät „*nodosum*“ als grobskulpturiertes Endglied innerhalb der Variationsbreite der Chronospezies *P. polygonium* (Zieten). Bei umfangreichen, genau horizontierten Aufsammlungen an der Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (Mittlere Schwäbische Alb, vgl. Dietl 1988) wurden im dortigen Ornatenton innerhalb der Jason-Zone eine Vielzahl von Phlycticeraten geborgen. Die Schichten der Jason-Subzone lassen sich dort aufgrund der Entwicklung der Indexart *Kosmoceras jason* in einen älteren und einen jüngeren Faunenhorizont untergliedern, während die restliche Ammonitenfauna nahezu unverändert bleibt („*jason*-Horizont α“ bzw. „*jason*-Horizont β“, Dietl, unpubl., vgl. Thierry et al. 1997). Dabei ist bei den vorliegenden Phlycticeraten weder im älteren noch im jüngeren der beiden Faunenhorizonte eine eindeutige Dominanz eines Morphotyps feststellbar, obwohl sich anschließend die gröber skulpturierte Varietät „*nodosum*“ durchgesetzt zu haben scheint. Diese unterscheidet sich nur graduell von der nächstjüngeren Chronospezies *P. pustulatum*, indem bei letzerer der Windungsquerschnitt weiter zunimmt, auf den Innenwindungen keine Rippen, sondern nur noch grobe Knoten vorhanden sind, und die umbilikale Knotenreihe völlig aufgegeben wird.

Das von Jain (1997) aus Kachchh mitgeteilte Einzelstück zeigt deutlich die Ausbildung einer umbilikalen Knotenreihe sowie bis zu einem recht fortgeschrittenen Wachstumsstadium vorhandene ventromarginale Knoten, an der die Rippen gelegentlich nochmals aufspalten so daß es sich ebenfalls um die Chronospezies *P. polygonium* var. *nodosum* handeln muß. Die begleitende Ammonitenfauna mit *Reineckeia tyranniformis* Spath spricht außerdem für eine Altersstellung innerhalb der Jason-Zone (Medea-Subzone) (vgl. Cariou 1971), wogegen die Fundschicht von Jain (1997) bereits der Coronatum-Zone zugerechnet wurde. Letztere Datierung beruht allerdings noch auf einer Darstellung von Cariou & Krishna (1988), in der die spätere *Phlycticeras*-Fundschicht der Coronatum-Zone zugeschlagen wurde, obwohl damals noch keine Ammonitenfunde daraus vorlagen, die eine solche Datierung gestützt hätten.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
SMNS 63452/1	78,5	39,5	(42)	30,5	?	9	6–7	12
SMNS 62408/1	57,0	29,3	26,0	11,5	22	–	6	?
SMNS 62408/2	52,3	25,5	24,0	10,0	20	8	5	?
SMNS 63453/1	30,3	15,2	17,5	6,4	23	~12	5	14
SMNS 63453/2	29,0	15,0	15,5	6,2	~11	~8	4	7

Phlycticeras pustulatum (Reinecke) [M]

Taf. 9, Fig. 1–3

v* 1818 *Nautilus pustulatus.* – Reinecke, Fig. 63–64.
1846 *Ammonites pustulatus Franconicus.* – Quenstedt, S. 134, Taf. 9, Fig. 22.
1847 *Ammonites pustulatus* Haan. – d’Orbigny, Taf. 154, Fig. 3, non Fig. 1–2.
v 1887 *Ammonites pustulatus franconicus.* – Quenstedt, S. 756, Taf. 86, Fig. 14–15.
1895 *Lophoceras Lachati* n. f. – Parona & Bonarelli, S. 92, Taf. 2, Fig. 3.
1915 *Strigoceras pustulatum* Rein. – Loczy, S. 314, Taf. 1, Fig. 3.
1919 *Stringoceras pustulatum* Reinecke sp. 1818. – Couffon, S. 23, Taf. 13, Fig. 3.
1919 *Stringoceras polygonium* Zieten 1830 sp. – Couffon, S. 21, Taf. 13, Fig. 12.

v 1928 *Phlycticeras pustulatum* (Rein.) aut. – Scheurlen, Taf. 4, Fig. 8.
v 1928 *Phlycticeras pustulatum* (Rein.) aut. var. *franconica* Qu. – Scheurlen, S. 29, Taf. 4, Fig. 9–25.
1951 *Phlycticeras pustulatum* Rein. sp. var. *franconica* Qu. sp. – Jeannet, S. 105, Taf. 32, Fig. 7, non Fig. 6 [= *P. waageni*].
? 1951 *Phlycticeras* cf. *Schaumburgi* Waagen sp. – Jeannet, S. 106, Taf. 32, Fig. 9.
1977 *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). – Benetti, S. 233.
v 1985 *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). – Schlegelmilch, Taf. 9, Fig. 9.
v non 1985 *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). – Gröschke, S. 32 [= *P. polygonium* var. *nodosum*].
1987 *Phlycticeras pustulatum* (Rein.). – Callomon et al., S. 26 pars [Schicht 8a–b].

Lectotypus: Orig. zu Reinecke 1818, Fig. 63–64; hierin designiert und erstmals fotografisch abgebildet. Aufbewahrt am Naturmuseum Coburg, Katalog-Nr. 1349/1. Außerdem ist noch ein schlechter erhaltener Syntypus vorhanden (Nr. 1349/2).

Locus typicus: Vermutlich von der östlichen Frankenalb (Umgebung von Trockau). Reinecke (1818) gab die Umgebung von Altenbanz (Stegelitz-Berg) als Fundort an, was jedoch einen Irrtum darstellen dürfte, da dort kein höherer Mitteljura mehr ansteht (Reuter 1908: 43; Heller & Zeiss 1972). Eine jüngere Etikettenangabe von Schauroth gibt Oberlangheim am Staffelberg als Fundort an, was aber aufgrund der dort fehlenden Coronatum-Zone in Pyritfazies auch nicht zutreffen kann.

Stratum typicum: Mittel-Callovium, Coronatum-Zone.

Nachweise: Süddeutschland, Norddeutschland, Westfrankreich, Ostschweiz, Süd- und Westalpen, Westfrankreich, Ungarn.

Beschreibung. – Die Art *P. pustulatum*, besitzt gegenüber den älteren Arten der Gattung *Phlycticeras* einen deutlich breiteren Windungsquerschnitt. Die Skulptur ist zugunsten einer lateralen Knotenreihe und davon ausgehender grober Rippen reduziert. Auf den innersten Windungen sitzt noch eine weitere Knotenreihe in marginaler Position. Die marginale Knotenreihe sitzt bei fortgeschrittenem Wachstum den groben Rippen auf. Eine umbilikale Knotenreihe wird soweit auf die frühontogenetischen Stadien zurückverlegt, daß sie von außen nicht mehr sichtbar ist. Die Spiralstreifung ist als weiteres Skulpturelement bei großen Exemplaren sehr stark ausgeprägt. Der scharfe Hohlkiel ist nur noch durch Spiralstreifen skulpturiert, da die radialen Skulpturelemente in der Regel schon vor Erreichen des Kiels erlöschen. Das hahnenkammartige Auf- und Abschwellen ist bei dieser Art besonders deutlich ausgeprägt und hält bis in das Adultstadium an.

Bemerkungen. – *P. pustulatum* wurde mittlerweile auch im nordwestdeutschen Jura nachgewiesen. Die Art tritt als akzessorisches Faunenelement unmittelbar unter einer lithostratigraphisch auffälligen Gryphäenbank bei Wallücke-Häverstedt (Wiehengebirge) auf. Der Fundhorizont gehört nach der begleitenden Ammonitenfauna in die Coronatum-Zone (mündl. Mitt. Dr. E. Mönnig, Coburg).

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
Lectotypus	14,7	8,3	10,2	2,2	–	–	3	7
Coll. Bernt	103,2	52,7	~44	17	17	–	5	15
SMNS 63455/1	66,0	34	30,5	12	–	–	7	13
SMNS 63455/2	36,5	20	24	4,7	–	–	6	–

Phlycticeras waageni BUCKMAN [M]
Taf. 10, Fig. 1

1875 *Amaltheus pustulatus* (REINECKE). – WAAGEN, S. 40, Taf. 9, Fig. 2.
1911 *Phlycticeras Schaumburgi* (WAAGEN). – TILL, S. 1 (1911), Taf. 17, Fig. 11–12 (1910).
* 1914 *Phlycticeras waageni* n. sp. – BUCKMAN, S. 90.
1928 *Phlycticeras waageni* S. BUCKMAN. – SPATH, S. 90, Taf. 13, Fig. 14.
1928 *Phlycticeras schaumburgi* (WAAGEN). – SPATH, S. 91, Taf. 13, Fig. 15.
? 1936 *Phlycticeras polygonium* ZIETEN sp. – GÉRARD & CONTAUT, S. 26 f.
1951 *Phlycticeras pustulatum* REIN. sp. var. *franconica* QU. sp. – JEANNET, S. 105, Taf. 32, Fig. 6, non Fig 7 [= *P. pustulatum*].
1987 *Phlycticeras pustulatum* (REIN.). – CALLOMON et al., S. 26 pars [Schicht 8c–d].

Holotypus: Orig. zu WAAGEN 1875, Taf. 9, Fig. 2 und SPATH 1928, Taf. 13, Fig. 14; aufbewahrt in der Sammlung des Geol. Survey of India, Calcutta, Inv.-Nr. 1/195 (Coll. STOLICZKA).

Locus typicus: NE Gudjinsir, Kachchh, Indien.

Stratum typicum: „Upper Chari Group, *fraasi* zone", entspricht Coronatum- bis früher Athleta-Zone.

Nachweise: Kachchh, Ungarn, Westfrankreich, Ostschweiz, Franken.

Diagnose. – Weitnabelige *Phlycticeras*-Art mit sehr früh einsetzender, grober Skulptur aus Einfachrippen. Breiter Windungsquerschnitt mit stumpf zugefirsteter Ventralseite.

Beschreibung (vgl. SPATH 1928: 91). – *Phlycticeras waageni* BUCKMAN besitzt gegenüber der älteren Art *P. pustulatum* (REINECKE) eine deutliche Skulpturvergröberung mit 2 durch kräftige Rippen verbundenen Knotenreihen und einen noch breiteren Windungsquerschnitt. Eine Spiralstreifung ist gut entwickelt. Die von TILL (1910) und SPATH (1928) abgebildeten Stücke wurden ursprünglich mit WAAGENS (1875) aus Kachchh beschriebener Art „*Amaltheus*" *schaumburgi* identifiziert. Sie unterscheiden sich davon jedoch durch ihre viel früher einsetzenden groben, weitständigen Einzelrippen und eine abweichende Orientierung der Rippen. Bei *P. waageni* BUCKMAN zeichnen sich die Rippen bis zu der ventromarginalen Kante, an der sie leicht knotenartig verdickt sind, durch einen streng rectiradiaten Verlauf aus. Erst auf der für die Art sehr typischen, stumpfwinklig abgeflachten Ventralseite sind sie prorsiradiat ausgerichtet und laufen in den Kiel hinein, der dadurch bis ins Adultstadium hahnenkammartig gewellt ist. Rippenaufspaltungen werden nur durch gelegentliche Wechsel in der Skulpturorientierung vorgetäuscht. Vor der Mündung nimmt die Rippendichte auffällig zu. Der gerundete Nabelabfall weist in den bekannten Stadien ebenso wie bei *P. pustulatum* im allgemeinen keinen umbilikalen Knötchenbesatz mehr auf.

Bemerkungen. – Die Art *P. waageni* BUCKMAN scheint auf basale Partien der Athleta-Zone beschränkt zu sein. Gut horizontierte Exemplare liegen aus der Trezeense-Subzone der Athleta-Zone von Montreuil-Bellay (Poitou, W-Frankreich, vgl. CARIOU 1980, Fig. 5) vor, wie das abgebildete adulte Stück dieser Art sowie ein weiteres Exemplar aus der Privatsammlung E. BERNT (Weissach). Auch aus der tiefen Athleta-Zone der Ostschweiz liegen Nachweise von *P. waageni* BUCKMAN vor (Coll. NHM Basel; Coll. B. HOSTETTLER, Glovelier/Schweiz). Im Profil von Sengenthal auf der westlichen Frankenalb (CALLOMON et al. 1987) bestätigt das Vorkommen dieser Chronospezies die vermutete Lage des Fundniveaus in der Athleta-Zone. Jüngere Nachweise sowohl der Chronospezies *P. waageni* wie auch der Gattung generell fehlen bislang.

Maße (D, Wh, Wb, Nw in mm):

	D	Wh	Wb	Nw	Z/2	K1	K2	K3
Holotypus	90	44	40	19	16	–	9–10	14
GSI, K 22/116	65	31	?	17	~15	–	–	–
MBe 8324	175,0	80,0	~80	40,5	19	–	6–7	~15
dito	130,0	63,0	~69	32,5	17	–	–	–
Coll. Bernt	137,0	64,0	~60	31,0	16	–	?	13

Entwicklungstendenzen bei *Phlycticeras*

Bis auf eine Tendenz von schlanken, hochmündigen Formen hin zu ausgesprochen breiten Gehäusen sind kaum deutliche Entwicklungstrends innerhalb der Gattung *Phlycticeras* zu verzeichnen. Da bisher nur sehr wenige ausgewachsene Exemplare gefunden wurden, bleibt unsicher, ob sich die durchschnittliche Endgröße im Laufe der Zeit veränderte. Falls die Entwicklung von Mikroconchen und Makroconchen parallel verlief – was keinesfalls sicher ist – so dürften im Unter-Callovium die größten Gehäusedurchmesser erreicht worden sein. Im Unter-Bathonium gibt es Hinweise auf Phlycticeraten von etwa 30 cm Enddurchmesser, während die jüngste Art, *P. waageni* Buckman im Ober-Callovium, immerhin auch noch etwa 15 cm Durchmesser erreichte. Eine phylogenetische Größenzunahme, wie sie Beurlen (*in*: Scheurlen 1927) forderte, ist jedenfalls sicher nicht gegeben.

4. Weitere unter dem Namen *Phlycticeras* beschriebene Arten

Bei seiner knapp umrissenen Übersicht über die Gattung *Phlycticeras* bildete Buckman (1914, Taf. 98) einen Ammoniten aus der Koenigi-Zone des Unter-Calloviums von Scarborough unter dem Namen *Phlycticeras hyperbolicum* Simpson *in* Leckenby ab. Bei diesem Stück handelt es sich jedoch eindeutig um einen Vertreter der subborealen Gattung *Chamoussetia*, wie es bereits zuvor nach einer älteren Bestimmung vermutet worden war. Nach dem Habitus dieses Stücks zu urteilen, dürfte es sich um eine extrem breite Varietät der Art *Chamoussetia phillipsi* Callomon & Wright handeln (vgl. Callomon & Wright 1989: 803). Ein nur wenig schmäleres Exemplar von *C. phillipsi*, das ebenfalls aus der Koenigi-Zone von Scarborough und aus der Leckenby-Sammlung stammt, bildeten Callomon & Wright (1989, Taf. 89, Fig. 1) ab. Die Gattung *Chamoussetia* besitzt keinerlei engere systematische Beziehungen zu *Phlycticeras*, wie es noch Loczy (1913) in Betracht zog.

Aus dem Unter-Oxfordium (Cordatum-Zone) von Ostfrankreich beschrieb Maire (1928) kleinwüchsige, gekielte Ammoniten als *Oppelia reynelensis* n. sp. und *Oppelia calcarata* (Coquand), die er beide mit Vorbehalt zur Gattung *Phlycticeras* rechnete. Eigentümlicherweise berief er sich hierbei auf die oben genannte, von Buckman (1914) irrtümlicherweise zu *Phlycticeras* gestellte *Chamoussetia*. Die Maireschen Ammoniten müssen zur mikroconchen Gattung *Sphaerodomites* Rollier gestellt werden, die, wie an anderer Stelle ausgeführt werden soll, tatsächlich zu den Phlycticeratinae gehört.

5. *Oecoptychius*, der mikroconche Partner von *Phlycticeras*

Bisher wurde im allgemeinen angenommen, die Gattung *Phlycticeras* gehe als direkter und einziger Abkömmling aus der Gattung *Strigoceras* hervor (WESTERMANN et al. 1985, Fig. 4; CALLOMON *in*: DONOVAN et al. 1981: 144), obwohl dies zuvor von SCHINDEWOLF (1964) aufgrund der Suturentwicklung strikt abgelehnt worden war. Vor allem die bisherige mangelhafte diagnostische Abgrenzung beider Gattungen führte dazu, daß die Herkunft der Strigoceratidae des Doggers eine Anzahl ungeklärter Fragen aufwarf (CALLOMON & CHANDLER 1994). Noch verwirrender erschien die Einbeziehung der mutmaßlichen mikroconchen Partner, *Oecoptychius* bei *Phlycticeras* und *Cadomoceras* bei *Strigoceras*. Die stratigraphischen Reichweiten der Mikroconche unterschieden sich scheinbar von denjenigen der Makroconche, und auch die lobenontogenetischen Untersuchungen SCHINDEWOLFS (1964, 1965) schienen gewichtige Argumente gegen entsprechenden Dimorphismus zu liefern (vgl. DIETL 1986). Eine Nachuntersuchung der Suturentwicklung von *Oecoptychius* und *Phlycticeras* ergab indessen, daß CALLOMON (*in*: DONOVAN et al. 1981) recht hatte, als er vermutete, daß es sich bei der von SCHINDEWOLF (1964, Abb. 238) abgebildeten primitivsten Lobenlinie eines *Phlycticeras* [*polygonium*] keineswegs um dessen Primärsutur handelt, sondern bereits um ein fortgeschritteneres Stadium. Aus diesem Grund beinhaltet der von SCHINDEWOLF (1964) als U1 bezeichnete Lobus von *Phlycticeras* auch noch den von ihm (1965, Abb. 270) bei *Oecoptychius* als U4 bezeichneten, scheinbar zusätzlichen Umbilikallobus. Nach SCHINDEWOLF (1965: 455) besitzt *Oecoptychius* außerdem einen auffällig schmalen Externlobus, während derjenige von *Phlycticeras* in seiner Zeichnung viel zu breit dargestellt wurde. Tatsächlich entspricht der Externlobus von *Phlycticeras* in einem vergleichbaren Größenstadium (D < 1,7 mm) exakt demjenigen von *Oecoptychius*. Auch in den daran anschließenden Stadien gleichen sich die Suturen noch frappierend (Abb. 1), bis sie sich dann wegen des sich verändernden Gehäusequerschnitts bei *Phlycticeras* immer stärker zerschlitzen, während *Oecoptychius* seine einfacher gestaltete Lobenlinie bis zum Adultstadium beibehält. Die von WIEDMANN & KULLMANN (1981: 244) unterstrichenen lobenontogenetischen Unterschiede zwischen Strigoceraten und Phlycticeraten sprechen nicht prinzipiell gegen eine Verwandtschaft beider Gruppen, sondern weisen vielmehr nur darauf hin, daß sich diese schon frühzeitig voneinander getrennt haben, was unsere Untersuchungen ebenfalls belegen (vgl. S. 27f.).

Bei der Anwendung des chronospezifischen Artkonzepts bekommt man es mit der Problematik zu tun, daß sich die Mikroconche morphologisch konservativer verhalten als die Makroconche, da sie weniger untersuchbare Merkmale aufweisen. Man kann deswegen nicht jeder gut morphologisch abgrenzbaren Chronospezies von *Phlycticeras* eine ebensogut unterscheidbare zeitäquivalente *Oecoptychius*-Art gegenüberstellen. Zwar hat WILLMANN (1985) theoretisch recht mit seiner Aussage, daß jeder makroconchen Chronospezies eine eigenständige mikroconche Chronospezies entsprechen muß, auch dann, wenn man sie nicht unterscheiden kann. In der paläontologischen Praxis nützt diese Logik jedoch wenig, da man nur das unterscheiden kann, was sich morphologisch auch unterscheiden läßt. Hier muß also notgedrungen ein Kompromiß gemacht werden und einer mikroconchen Chronospezies eben eine scheinbar „längere" Lebensdauer als dem jeweiligen makroconchen Partner zugebilligt werden, um ein konkretes Stück überhaupt bestimmen zu können.

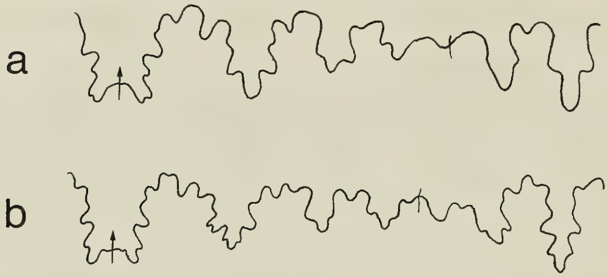


Abb. 1. Vergleich der Lobenlinien bei a: *Oecoptychius refractus* (Reinecke) und b: *Phlycticeras polygonium* (Zieten) bei einer Windungshöhe < 1,5 mm. Aus Schindewolf (1964, 1965).

Gattung Oecoptychius Neumayr 1878 [m]

(Syn.: *Oecoptychoceras* Buckman 1920)

Typusart: *Nautilus refractus* Reinecke 1818.

Oecoptychius sp. [m]

Die bislang ältesten bekannten Vertreter der Gattung *Oecoptychius* wurden von Fernandez Lopez (1985) als „*Oecoptychoceras* sp." aus der Garantiana-Zone (Ober-Bajocium) des keltiberischen Juras von Ostspanien angeführt, wegen deren schlechter Erhaltung jedoch nicht abgebildet. Aus demselben Faunenhorizont stammt die korrespondierende makroconche Art *Phlycticeras aenigmaticum* (Fernandez Lopez).

Oecoptychius grossouvrei Brasil [m]

Taf. 1, Fig. 3

* 1894 *Oecoptychius grossouvrei* n. sp. – Brasil, S.45, Taf. 4, Fig. 12–13.
1920 *Oecoptychoceras grossouvrei* Brasil. – Buckman, Taf. 175.
1924 „*Oecoptychius*" *Grossouvrei* Brasil. – Wetzel, S. 209.
1937 *Oecoptychoceras grossouvrei* Brasil. – Wetzel, S. 136, Taf. 13, Fig. 3.
1938 *Oecoptychius (Oecoptychoceras) grossouvrei* (Brasil). – Roman, S. 208, Taf. 4, Fig. 12–13.
v 1986 *Oecoptychoceras* cf. *grossouvrei* Brasil. – Dietl, S. 3.
v 1990 *Oecoptychius* sp. – Dietze & Stolmar, S. 167, Abb. 7 oben.

Holotypus: Orig. zu Brasil 1894, Taf. 4, Fig. 12–13 (durch Monotypie).
Locus typicus: Sully, Normandie.
Stratum typicum: Oolithe ferrugineuse de Bayeux, Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone.
Nachweise: Normandie, Südengland.

Beschreibung. – *O. grossouvrei* steht *O. subrefractus* morphologisch sehr nahe, besitzt aber eine noch niedrigere Kapuze und einen schwächer ausgeprägten Wohnkammerknick (vgl. Dietze et al. 1997). Ebenso wie bei *O. subrefractus* ist bei *O. grossouvrei* vor der Kapuze ein auffälliger Rippenwulst entwickelt. Das untersuchte Belegstück aus der Privatsammlung R. Bopp (Gechingen) besitzt Schalenerhaltung und ist nahezu komplett erhalten, lediglich die flache Kapuze ist geringfügig beschädigt, aber noch vorhanden. Die Mündungsapophysen sind stark lappenartig verbreitert und verengen die Mündung erheblich. Auf der Wohnkammer sind bei starkem Streiflicht Spiralstreifen erkennbar, was die Interpretation als mikroconcher Partner von *Phlycticeras buckmani* (Brasil) zusätzlich stützt.

Bemerkung. – Die Art *O. grossouvrei* Brasil wurde von Rioult (*in*: Fischer 1994: 131) als möglicher mikroconcher Partner von *Dimorphinites centriglobus* Rioult aus derselben Fundschicht betrachtet, obwohl dieser Autor gleichzeitig für die mikroconchen Dimorphiniten eine eigene (Unter-)Gattung *Vigoriceras* einführte.

Maße (in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
Holotypus	20,0	5,9	7,5	0,9
Expl. ex Slg. Bopp	16,5	6,0	6,8	1,0

Oecoptychius subrefractus (Buckman) [m]

Taf. 1 Fig. 7; Taf. 3, Fig. 3

1857 *Ammonites refractus* Reinecke. – Quenstedt, S. 525 pars [Dentalienton der Achalm].
* 1920 *Oecoptycoceras subrefractus* S. Buckm. MS sp. – Buckman, Taf. 176.
v 1986 *Oecoptychius subrefractus* (Buckman). – Dietl, S. 3, Abb. 1, Fig. 1–3.
v 1997 *Oecoptychius subrefractus* (Buckman). – Dietze et al., Taf. 1, Fig. 1–3.

Holotypus: Orig. zu Buckman, Taf. 176.
Locus typicus: Broad Windsor, Dorset.
Stratum typicum: Inferior Oolite, Unter-Bathonium, angeblich Zigzag-Zone.
Nachweise: Süddeutschland (Schwäbische Alb, Oberpfalz), Südengland, Normandie.

Beschreibung. – Eine ausführliche Beschreibung dieser Art gab bereits Dietl (1986), die durch mehrere komplette Funde aus der Zigzag-Zone der Oberpfalz von Dietze et al. (1997) ergänzt und teilweise berichtigt werden konnte. Gegenüber *O. refractus* besitzt *O. subrefractus* einen schlankeren Windungsquerschnitt und eine weniger gedrungene, längergezogene Form. Außerdem ist der Nabel im Adultstadium in der Regel noch etwas weiter geöffnet und der Wohnkammerknick weniger kräftig ausgebildet. Ein charakteristischer Unterschied besteht außerdem in der Ausbildung der Mündungskapuze. Diese ist bei *O. refractus* wesentlich stärker tropfenförmig ausgebildet als bei *O. subrefractus*. Zudem bildet letztere Art am Ende der Wohnkammer, unmittelbar vor der Kapuze, einen kleinen Rippenwulst aus, der bei *O. refractus* in der Regel vollständig fehlt.

Maße (in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
SMNS 63236/1	18,8	5,5	7,0	1,3
SMNS 63238	18,5	5,2	7,0	1,2
SMNS 63237	(14,7)	5,0	5,6	1,0

Oecoptychius subrugosus nom. nud.

1894 *Oecoptychius subrugosus* Oppel sp. – Pompeckj, S. 247.

Oppel beabsichtigte offenbar, eine weitere Art der Gattung *Oecoptychius* aufzustellen. Das Stück, das ihm vorgelegen hatte, soll laut der Angabe bei Pompecki (1894) aus der „Aspidoides-Zone" von Laufen/Eyach gestammt haben, ist aber leider inzwischen an der Bayerischen Staatssammlung in München trotz intensiver Suche nicht mehr auffindbar und vermutlich, wie viele andere Stücke auch, im 2. Weltkrieg verloren gegangen. Da die Art von Pompeckj nicht ausreichend beschrieben worden ist, handelt es sich um ein nomen nudum. Immerhin erscheint es durchaus möglich, daß das ursprünglich zugrundeliegende Stück aus dem Orbis-Oolith (früher: Aspidoides-Oolith) stammte, der dort auch ein einziges Exemplar von *Phlycticeras scheurlenae* n. sp. lieferte, den oben beschriebenen Holotypus dieser Art. Die andere Möglichkeit wäre eine Übereinstimmung von *O. subrugosus* mit *O. subrefractus* (Buckman), falls das Stück aus dem Dentalien-Ton gekommen wäre, der auch in der damaligen „Aspidoides-Zone" Oppels enthalten ist.

Oecoptychius globosus nom. nov. [m]
pro *Ammonites refractus macrocephali* Quenstedt nom. praeocc.

Taf. 4, Fig. 6–7

v 1857 *Ammonites refractus.* – Quenstedt, S. 525 pars [Gutmadingen], Taf. 69, Fig. 27.
v 1887 *Ammonites refractus macrocephali.* – Quenstedt, S. 766, Taf. 86, Fig. 50–52.
v 1894 *Ammonites refractus macrocephali.* – Pompeckj, S. 247.
1919 *Oecoptychius refractus* Reinecke sp. 1818. – Couffon, S. 57 pars, Taf. 15, Fig. 9.
? 1980 *Oecoptychius refractus* (Rein.). – Cariou, S. 17.
cf. 1984 Oecoptychiinae n. sp. – Westermann et al., Taf. 1, Fig. 3.

Lectotypus: Orig. zu Quenstedt 1858, Taf. 69, Fig. 27, SMNS Inv.-Nr. 27783; designiert hierin. Hier neu abgebildet Taf. 4, Fig. 6.
Locus typicus: Gutmadingen, Baden-Württemberg.
Stratum typicum: Ornaten-Oolith (Geisinger Oolith, Graublaues Erzlager), Unter-Callovium, Koenigi-Zone, Curtilobus-Subzone, *subcostarius*-Horizont.
Derivatio nominis: Nach der breiten, kugeligen Querschnittsform.
Nachweise: Süddeutschland, Westfrankreich, cf.-Exemplar von Mexiko.
Material: Lectotypus und 1 Paratypus (SMNS 28470).

Diagnose. – Relativ großwüchsige Art der Gattung *Oecoptychius* mit stumpfem Wohnkammerknick und extrem breitem Windungsquerschnitt.

Beschreibung. – Beim Holotypus handelt es sich um ein Wohnkammerfragment mit Resten des Phragmokons in Steinkernerhaltung. Die Matrix besteht aus einem blaugrauen bis gelblichen Kalkstein mit großen dunkelbraunen Eisenooiden. Die Mündung ist abgebrochen, doch ist auf der Flankenmitte der Ansatz von Apophysen erkennbar, eine ursprünglich sicher vorhanden gewesene Kapuze ist abgebrochen. Die Skulptur besteht aus radiaten bis leicht recticostaten Einfachrippen und Gabelrippen, die auf der Externseite sowohl der Wohnkammer wie auch des anschließenden Phragmokons leicht unterbrochen sind. Gelegentlich spalten die Rippen auch noch ein zweites Mal bereits auf der Flankenmitte auf, doch sind solche Aufspaltungen meist durch häufige Richtungswechsel in der Skulpturorientierung bedingt. Der vordere Abschnitt der Wohnkammer ist auf der Flanke glatt. Die größte Windungsbreite wird im mittleren Teil der Wohnkammer erreicht, vor der Mündung verschmälert sich das Gehäuse wieder.

Differentialdiagnose. – *O. globosus* nom. nov. läßt sich von großwüchsigen Exemplaren der jüngeren Chronospecies *O. refractus* (Reinecke) durch die – von der Ventralseite der Wohnkammer her betrachtet – gerundet zulaufende Umbiegung des Wohnkammerknies leicht unterscheiden. Außerdem ist der Nabel noch nicht vollständig geschlossen.

Bemerkungen. – Der aus einer unvollständigen Wohnkammer bestehende Paratypus weist ein stumpferes Wohnkammerknie auf. Vermutlich war dieses Stück gegenüber dem Lectotypus kürzer. Ähnliche gestaltete Varianten kommen auch in den anderen Chronospezies der Gattung *Oecoptychius* gelegentlich vor.

Das von Westermann et al. (1984) beschriebene mexikanische Exemplar kann nicht sicher von *O. globosus* nom. nov. abgegrenzt werden, ist aber noch größer als der Holotypus dieser „großwüchsigen“ Art. Aus den Angaben zur Fundschicht ist zu vermuten, daß dieses Stück entweder den mikroconchen Partner von *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann oder möglicherweise auch von *P. scheurlenae* nom. nov. darstellt, denn die angegebene begleitende Ammonitenfauna enthält sowohl Elemente der Steinmanni-Zone des Ober-Bathoniums als auch solche der Bodenbenderi-Zone des Unter-Calloviums. Jedenfalls ist das Stück etwas älter als die Gutmadinger Exemplare. Die wenigen Merkmale der Mikroconchen dürften vermutlich auch bei Vorliegen von mehr Material kaum ausreichen, um eine eigene Chronospezies abzugrenzen. Das einzige abgebildete, bis auf die Apophysen vollständige Exemplar von *O. globosus* nom. nov. wurde von Couffon (1919) aus dem Unter-Callovium („Macrocephalus-Zone“) von Montreuil-Bellay (Poitou, W-Frankreich) beschrieben. Es besitzt dasselbe stumpfe Wohnkammerknie und einen extrem breiten Windungsquerschnitt. Die Ausbildung der Kapuze läßt sich nicht von derjenigen bei *O. refractus* (Reinecke) unterscheiden. Cariou (1984: 318) erwähnt ebenfalls aus Westfrankreich das erstmalige Auftreten von „*Oecoptychius refractus*“ in seinem „*laugieri* horizon“ zusammen mit *Oxycerites subcostarius* (Oppel) und dem Erstauftreten von Vertretern der Gattung *Indosphinctes*. Dieser Faunenhorizont entspricht ungefähr dem südwestdeutschen *subcostarius*-Horizont (Callomon et al. 1989, Tab. 1; Thierry et al. 1997). Die bislang nicht abgebildeten französischen Stücke von „*O. refractus*“ stammen also aus der jüngeren Koenigi-Zone und dürften damit wohl gleichfalls der Chronospezies *O. globosus* nom. nov. angehören.

Maße (in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
Lectotypus	17,5	7,3	12,3	0,8
SMNS 28470	?	(9,3)	12,2	0,8
Orig. Couffon	27	7,0	12,3	2,0

Oecoptychius refractus (Reinecke) [m]

Taf. 6, Fig. 5; Taf. 8, Fig. 5; Taf. 9, Fig. 4–11

v* 1818 *Nautilus refractus.* – Reinecke, Fig. 27–30.
v 1846 *Ammonites refractus* Rein. – Quenstedt, S. 150, Taf. 11, Fig. 12.
v 1857 *Ammonites refractus.* – Quenstedt, S. 524, Taf. 69, Fig. 25, 26, 28–30.
v 1887 *Ammonites refractus.* – Quenstedt, S. 762f, Taf. 86, Fig. 37–50.
v 1887 *Oecoptychius refractus Quenstedti.* – Zakrzewski, S. 122, Taf. 1, Fig. 3.
1897 *Oecoptychius refractus* Haan. – Glangeaud, S. 104, Taf. 3, Fig. 7–10
1908 *Oecoptychius refractus* Rein. – Reuter, S. 126, Abb. unten.
v 1908 *Ammonites (Oecoptychius) refractus* Rein. sp. – Engel, Taf. 4, Fig. 6.
1924 *Oecoptychius refractus* Haan. – Roman & Debrun, S. 106, Taf. 11, Fig. 5.
1928 *Oecoptychius refractus* Haan. – Sayn & Roman, S. 150, Taf. 10, Fig. 12.
1928 *Oecoptychius refractus* (Reinecke). – Spath, S. 278, Taf. 81, Fig. 5.
1932 *Oecoptychius refractus* Reinecke sp. (non Haan). – Corroy, S. 120, Taf. 10, Fig. 10–11.
v 1956 *Oecoptychius refractus* (Reinecke). – Zeiss, S. 13.
1958 *Oecoptychius refractus* Rein. – Collignon, Taf. 28, Fig. 115.
1967 *Oecoptychius refractus* (Rein.). – Elmi, S. 396.
v 1985 *Oecoptychius refractus* (Reinecke 1818). – Schlegelmilch, S. 137, Taf. 54, Fig. 4.
1987 *Oecoptychius refractus* (Reinecke). – Callomon et al., S. 26, Taf. 3, Fig. 7.

Lectotypus: Orig. zu Reinecke 1818, Fig. 29 (design. Zeiss *in*: Heller & Zeiss 1972); Katalog-Nr. 52/1. Ein weiterer Syntypus ist ebenfalls noch erhalten (Nr. 52/2 = Orig. Reinecke 1818, Fig. 27).

Locus typicus: Vermutlich östliche Fränkische Alb (Gegend von Trockau). Der von Reinecke angegebene Fundort Ützing beruht sicherlich auf einem Irrtum, da der dortige Goldschneckenton mit pyritisierter Fauna älter ist als das offensichtliche stratum typicum dieser Art (vgl. Reuter 1908: 126).

Stratum typicum: Mittel-Callovium, Coronatum-Zone.

Vorkommen: Jason- bis basale Athleta-Zone.

Nachweise: Süddeutschland, Norddeutschland, Frankreich, Madagaskar, Kachchh.

Beschreibung. – Die Art *O. refractus* zeichnet sich im allgemeinen durch einen sehr ausgeprägten Wohnkammerknick mit spitzem Winkel aus. Die Externseite trägt auf dem Phragmokon vor dem Wohnkammerknick bei Steinkernerhaltung eine Furche. Bei Schalenexemplaren ist bestenfalls ein glattes Band zu beobachten, das sich ebenso wie die Furche auf der Wohnkammer wieder völlig verliert. Bei Schalenexemplaren ist vor allem im Bereich der Wohnkammer, seltener auch bereits auf dem Phragmokon, eine strigoceratide Spiralstreifung ausgebildet (Taf. 6, Fig. 5; Taf. 9, Fig. 8–9). Auf Steinkernen sind Spiralstreifen bei relativ großen Individuen ebenfalls gelegentlich wahrnehmbar. Die Rippenskulptur ist feiner als bei *O. globosus* nom. nov., aber meist gröber als bei *O. subrefractus*, und besteht aus recticostaten Gabelrippen. Von *O. subrefractus* unterscheidet sich die Art weiterhin besonders durch ihre hohe, tropfenförmig aufgeblähte Kapuze. Der Nabel ist bei *O. refractus* im Adultstadium nahezu oder vollständig geschlossen. Die Stiele der Mündungsapophysen besitzen bei *O. refractus* jeweils eine tiefe Rinne beiderseits der Mitte. Bei den älteren *Oecoptychius*-Arten sind entsprechende Rinnen nicht vorhanden oder höchstens schwach angedeutet.

Bemerkungen. – *O. refractus* weist eine erhebliche Variationsbreite innerhalb einer Zeitebene auf, was die Adultgröße betrifft. Beim Vergleich von Exemplaren aus der Jason-Zone mit solchen aus der Coronatum- und der basalen Athleta-Zone scheint sich die durchschnittliche Größe im Laufe der Zeit zu verringern, ohne daß es jedoch möglich wäre, einzelne Chronospezies dieser Zonen allein aufgrund ihres Habitus sicher unterscheiden zu können, um ein konkretes Stück ohne Begleitfauna stratigraphisch präziser einzustufen. Relativ kleine Exemplare lassen sich aber von den ebenfalls kleinwüchsigen älteren Chronospezies aus der Parkinsoni- oder Zigzag-Zone durch ihren grundsätzlich breiteren Wohnkammerquerschnitt rasch unterscheiden, auch wenn die Mündung mit der Kapuze nicht erhalten ist. Nachweise aus der basalen Athleta-Zone sind extrem selten. Das einzige bislang abgebildete Exemplar aus diesem Niveau stammt von Sengenthal auf der westlichen Frankenalb (Callomon et al. 1987, Taf. 3, Fig. 7). In Horizonten, die jünger sind als die Trezeense-Subzone der Athleta-Zone, wurden bislang keine *Oecoptychius*-Funde mehr gemacht.

Ebenso wie *P. pustulatum* wurde auch *O. refractus* in der Coronatum-Zone Nordwestdeutschlands von Wallücke-Häverstedt (Wiehengebirge) nachgewiesen (mündl. Mitt. Dr. E. Mönnig, Coburg).

Maße (in mm):

	D	Wh	Wb	Nw
Lectotypus	(12,1)	6,8	8,8	0,5
BSPM 1989 J 37	23,0	6,0	9,3	0,2
SMNS 63459/1	22,5	7,0	9,0	0,5

SMNS 63458/1	(21,2)	6,0	9,0	0,0
SMNS 63458/2	(21,0)	7,3	11,3	0,5
SMNS 63460/1	20,5	5,7	8,5	0,0
SMNS 63460/2	20,3	6,3	8,5	0,5
SMNS 63460/3	(17,5)	6,3	8,2	0,5
SMNS 63460/4	(17,0)	6,7	9,8	0,0
SMNS 63457/1	(16,8)	6,2	8,0	0,3
SMNS 63457/2	(16,0)	7,0	8,3	0,0

6. Weitere unter dem Namen *Oecoptychius* eingeordnete Arten

Von Pompeckj (1894) wurde trotz der abweichenden Mündungsform ohne Apophysen, wenn auch bereits mit gewissen Vorbehalten, *Ammonites christoli* aus dem Unter-Oxfordium noch zur Gattung *Oecoptychius* gestellt. Diese Art gehört zur Gattung *Protophites* Beaudoin (= *Christolia* Rollier); letztere stellt wohl den mikroconchen Partner von *Tornquistes* Lemoine aus der Familie Pachyceratidae dar. Noch bei Arkell (1957) wurde die Gattung *Protophites* hingegen zusammen mit *Oecoptychius* in der Familie Oecoptychiidae zusammengefaßt. Westermann (1956: 273) faßte in ähnlicher Weise die Gattungen *Oecoptychius*, *Oecoptychoceras*, *Sphaeroptychius* und wiederum *Christolia* in einer Unterfamilie Oecoptychiinae zusammen, die er dann jedoch ganz abweichend und ohne Begründung in die Familie Morphoceratidae Hyatt einordnete.

Nicht zur Gattung *Oecoptychius* gehört weiterhin der von Christ (1960) als *Oecoptychius renzi* n. sp. beschriebene Ammonit aus stark kondensierten jurassischen Rotkalken in Westsizilien. Es handelt sich hierbei um ein adultes Exemplar der extrem kleinwüchsigen Art *Sphaeroceras tutthum* Buckman aus Schichten von Ober-Bajocum-Alter.

Der von Fischer (1913) aus dem Oberjura beschriebene *Oecoptychius albus*, dessen Holotypus leider nicht mehr auffindbar ist, ist wahrscheinlich mit der von Olóriz & Schairer (1983) beschriebenen Art *Barthelia subbetica* identisch und stellt den mikroconchen Partner einer noch unbekannten Art der Gattung *Oxydiscites* dar (vgl. Schweigert 1995). Neueste Untersuchungen dieser Gruppe durch einen der Autoren (G. S.) zeigt, daß tatsächlich bei diesen Ammoniten eine engere Verwandtschaft mit den Strigoceratidae und speziell mit den Phlycticeratinae vorliegt.

7. Zur phylogenetischen Herkunft von *Phlycticeras/Oecoptychius*

Die hier nun erkannte getrennte Entwicklungslinie von *Phlycticeras* gegenüber *Strigoceras* macht eine direkte Ableitung von der Gattung *Csernyeiceras* Géczy (Typusart: *Hammatoceras verpillerense* Roman & Boyer) aus dem Aalenium möglich und wahrscheinlich. Dieselbe Ansicht einer Herkunft wurde im Grunde bereits von Scheurlen (1928: 38) diskutiert, die das von Vacek (1886, Taf. 10, Fig. 5–7) als *Oppelia subaspidoides* (= *Csernyeiceras subaspidoides*) abgebildete Exemplar als möglichen frühen Strigoceratiden ansah. Die Gattung *Csernyeiceras* weist nämlich genau wie *Phlycticeras* einen messerscharfen, hohen, gerippten Hohlkiel auf und ist darüber hinaus verhältnismäßig weitnabelig. Die bislang ältesten bekannten Vertreter der eigentlichen Strigoceraten (z. B. *Praestrigites deltotus* BUCKMAN) aus dem oberen Aalenium (Concavum-Zone) sind hingegen bereits außerordentlich engnabelig und besitzen stets einen völlig glatten, niedrigen und abgerundeten Hohlkiel. Eine scharfe Trennung zwischen den Gattungen *Csernyeiceras* und *Phlycticeras* erscheint dagegen kaum möglich und formell vielleicht eher willkürlich gewählt. Bei *Csernyeiceras* verläuft der Übergang zwischen Flanke und Nabelwand noch gerundet, während die Nabelwand bei den frühen Phlycticeraten eine ausgesprochene Kante ausbildet, die den Nabel wulstartig umgibt. *Csernyeiceras verpillerense* (ROMAN & BOYER) schließt sich den wesentlich jüngeren Arten *P. aenigmaticum* (FERNANDEZ LOPEZ), *P. buckmani* (BRASIL) und *P. dorsocavatum* (QUENSTEDT) jedenfalls viel enger an als den stratigraphisch wesentlich näherstehenden Vertretern der Strigoceratinae (*Praestrigites*, *Strigoceras* und *Hebetoxyites*), so daß man annehmen darf, daß sich die Trennung der beiden Unterfamilien Phlycticeratinae und Strigoceratinae schon sehr früh vollzogen haben muß. Außer Neufunden von *Csernyeiceras verpillerense* aus dem Unter-Aalenium (CALLOMON & CHANDLER 1994; CECCA 1994) wurde von ELMI (1963: 77) auch ein horizontierter Fund aus der Murchisonae-Zone von Bévieur bei Jujurieux (Dept. Ain, Ostfrankreich) angegeben und zu dieser Art gestellt. Wahrscheinlich handelt es sich dabei jedoch um ein Exemplar der etwas jüngeren Chronospezies *Csernyeiceras subaspidoides* (VACEK), die CALLOMON et al. (1994) in einer Faunenassoziation vom Cap San Vigilio am Gardasee nachweisen konnten, die u. a. die Indexart der Comptum-Subzone, *Leioceras comptum* (REINECKE) führt und deswegen in das jüngste Unter-Aalenium datiert werden kann. Aufgrund seiner geringen Nabelweite ebenfalls zu *C. subaspidoides* (VACEK) gehört das von RULLEAU (1996, Taf. 29, Fig. 1–2) als „*C. verpillerense*“ aus der Opalinum-Zone (wohl Comptum-Subzone) der Ardèche abgebildete Stück. Ein weiteres, leider unvollständiges Exemplar eines unzweifelhaften *Csernyeiceras* bildeten CRESTA et al. (1990, Taf. 11, Fig. 2) aus der Concavum-Zone der Apenninen ab. Bei dem von BENSHILI (1989, Taf. 20, Fig. 1) als *C. verpillerense* bestimmten Ammoniten aus der Concavum-Zone von Marokko handelt es sich hingegen um die Art *Pseudaptetoceras klimakomphalum* (VACEK), einen Vertreter der Hammatoceratidae. Die von ELMI & MOUTERDE (1997) aus der Aalensis-Zone von Portugal beschriebene Art *C. christianae* gehört aufgrund ihres abweichenden Kiels, des engen Nabels und der rein falcoiden Skulptur ebenfalls zur Gattung *Pseudaptetoceras* und nicht zu *Csernyeiceras*. Auch die in derselben Arbeit neu aufgestellte Art „*C. apertum*“ ist ein Vertreter der Hammatoceratidae, der keine engeren Beziehungen zu *Csernyeiceras* besitzt und zu *Planammatoceras* gestellt werden kann. Umgekehrt unterstellten WESTERMANN & RICCARDI (1972) der Art *Oppelia moerickei* JAWORSKI aus dem Aalenium/Bajocium-Grenzbereich von Chile eine Hammatoceraten-Verwandtschaft, indem sie diese Art zur Gattung *Pseudaptetoceras* stellten. Aufgrund des abgesetzten Hohlkiels und des von vielen Richtungswechseln geprägten Skulpturbilds handelt es sich hierbei um einen späten Vertreter der Gattung *Csernyeiceras*. Der Hohlkiel von *C. moerickei* (JAWORSKI) weist im Gegensatz zu Vertretern der Gattung *Phlycticeras* auch in jugendlichen Stadien noch keine hahnenkammartige Wellung auf (vgl. WESTERMANN & RICCARDI 1972, Taf. 4, Fig. 3)

Im oberen Lias tritt als wahrscheinlich noch älterer Vorläufer von *Phlycticeras* die Gattung *Phlyseogrammoceras* auf, die ebenfalls einen hohen, rasiermesserscharfen Hohlkiel besitzt. Zusammen mit *Phlyseogrammoceras* kommen stets auch kleinwüchsige Mikroconche mit ausgeprägtem Mündungsohr, recticostater Berippung, starkem Wohnkammerknick und einer markanten Einschnürung vor der Mündung vor, die zur Gattung *Onychoceras* WUNSTORF gehören (vgl. WUNSTORF 1905; GUEX 1967). GUEX (1967) postulierte im Gegensatz hierzu einen Dimorphismus zwischen *Onychoceras* und gewissen Hammatoceraten, doch dürfte es sich bei den von diesem Autor abgebildeten angeblichen Makroconchen lediglich um geringfügig größere mikroconche Individuen handeln. CALLOMON & CHANDLER (1994) führten die Gattung *Csernyeiceras* sogar auf die stratigraphisch noch ältere Gattung *Haugia* zurück. Die angeführten Beispiele besitzen jedoch alle einen abgerundeten und vergleichsweise niedrigen Kiel; auch bei der Typusart *H. variabilis* (D'ORBIGNY) ist nicht sicher, ob diese tatsächlich einen Hohlkiel besitzt. Naheliegender ist aufgrund des schlanken, sehr hohen und deutlich abgesetzten Hohlkiels eine Herleitung von der Gattung *Esericeras* BUCKMAN 1920, die von uns wegen ihrer identischen Merkmalskombination jedoch als jüngeres Synonym zu *Phlyseogrammoceras* BUCKMAN 1901 angesehen wird. Schon QUENSTEDT (1885) reihte seinen *Ammonites radians compressus* (= *Ammonites eseri* OPPEL) unter die „Dorsocavati" ein, wodurch er bereits eine Verwandtschaft mit den Phlycticeraten erkannt zu haben scheint.

Bei der noch verbleibenden stratigraphischen Lücke in der Abfolge der Phlycticeratinae zwischen dem basalen Bajocium und dem Ober-Bajocium handelt es sich wohl lediglich um eine Nachweislücke aufgrund der außerordentlichen Seltenheit dieser Ammonitengruppe, zumal sowohl von *Csernyeiceras verpillerense* (ROMAN & BOYER), *C. subaspidoides* (VACEK) und *C. moerickei* (JAWORSKI) als auch von frühen Phlycticeraten wie *Phlycticeras aenigmaticum* (FERNANDEZ LOPEZ) bisher nur außerordentlich wenige Belege vorliegen. Eventuell beruht die Fundlücke auch darauf, daß die Gruppe ihr eigentliches Entwicklungszentrum in einem weit entfernten, noch nicht identifizierten Meeresgebiet hatte und von dort nur sporadisch in andere Regionen einwanderte. Ein solches Ursprungsgebiet könnte der relativ gering bekannte pazifische Raum darstellen, da dort nicht nur sehr frühe Formen von Phlycticeraten, sondern auch deren mutmaßliche Vorläuferformen, wie *Csernyeiceras*, *Phlyseogrammoceras* und die mikroconche Gattung *Onychoceras*, auftreten. Darüber hinaus dürften entsprechende Fundstücke nur schwer von gewissen anderen Strigoceratidae zu unterscheiden sein und mögen deswegen leicht übersehen werden. Ein Beispiel hierfür sind vielleicht die von FERNANDEZ LOPEZ (1985, Taf. 14, Fig. 3 u. Taf. 14, Fig. 7) als „*Hebetoxyites* cf. *hebes* BUCKMAN" bzw. „*Bradfordia involuta* SAPUNOV" abgebildeten Ammonitenfragmente aus der Laeviuscula-Zone des Unter-Bajociums von Ostspanien, die durch ihre radiale Berippung und ihren relativ weiten Nabel auffallen. Hier könnten durchaus Bindeglieder aus der *Phlycticeras*-Entwicklungsreihe vorliegen. Dasselbe gilt für die von SANDOVAL (1980, Taf. 1, Fig. 4 [*Bradfordia praeradiata*]) aus Ostspanien und SAPUNOV (1971, Taf. 2, Fig. 3 [„*Bradfordia tyrrhenica*"]) aus Bulgarien abgebildeten Stücke, die beide aus der Laeviuscula-Zone stammen. Ob die Syntypen der von DOUVILLÉ (1884, Taf. 3, Fig. 6–7) aufgestellten Art *Oppelia praeradiata* aus dem Unter-Bajocium von Südfrankreich hiermit übereinstimmen, kann nur durch eine Überprüfung der Originale entschieden werden.

All diese Stücke besitzen angeblich eine völlig glatte, abgerundete Externseite, auf die die leicht geschwungenen Einfachrippen in beinahe rechtem Winkel zulaufen und dabei ganz unvermittelt erlöschen. Möglicherweise beruht diese Erscheinung darauf, daß ein ehemals vorhanden gewesener Hohlkiel abgebrochen ist. Beide abgebildeten Syntypen dieser Art besitzen auch eine markante Nabelkante mit einer

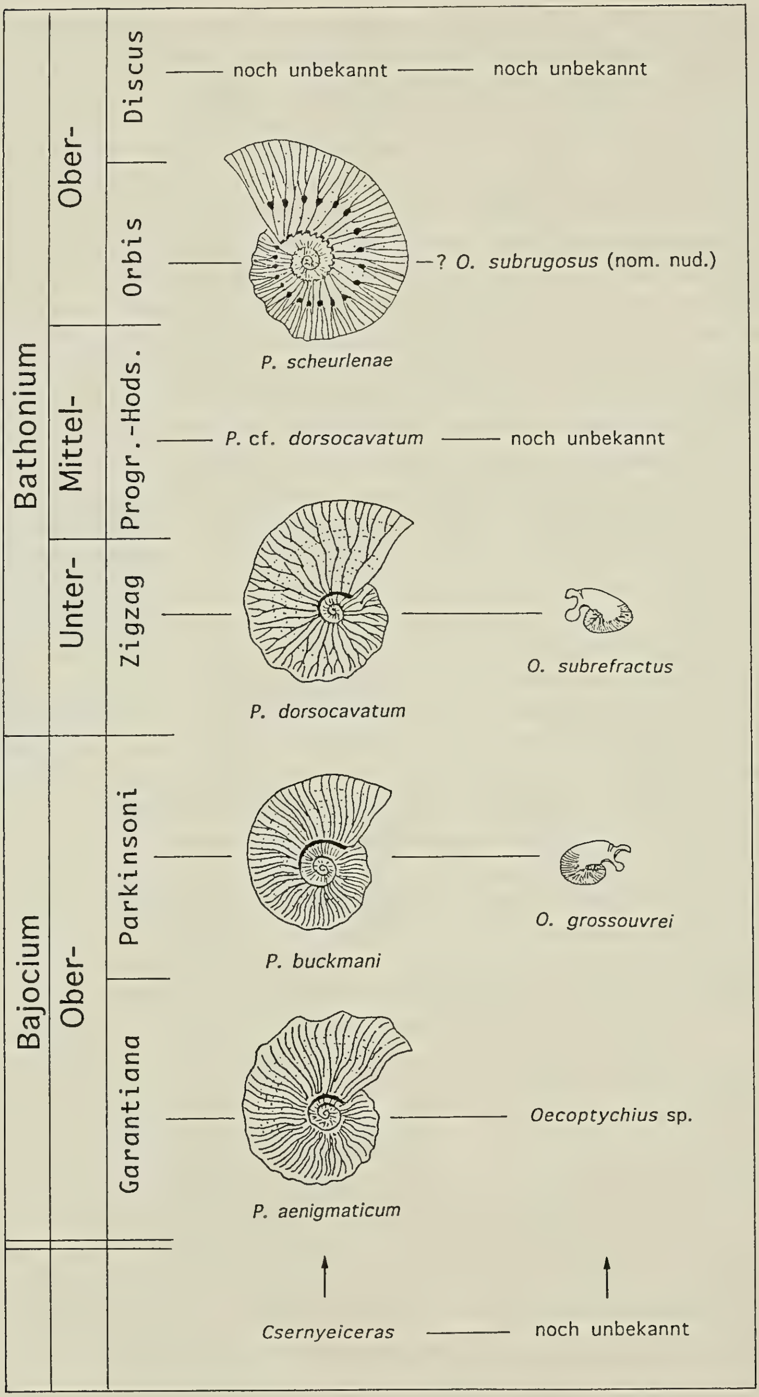
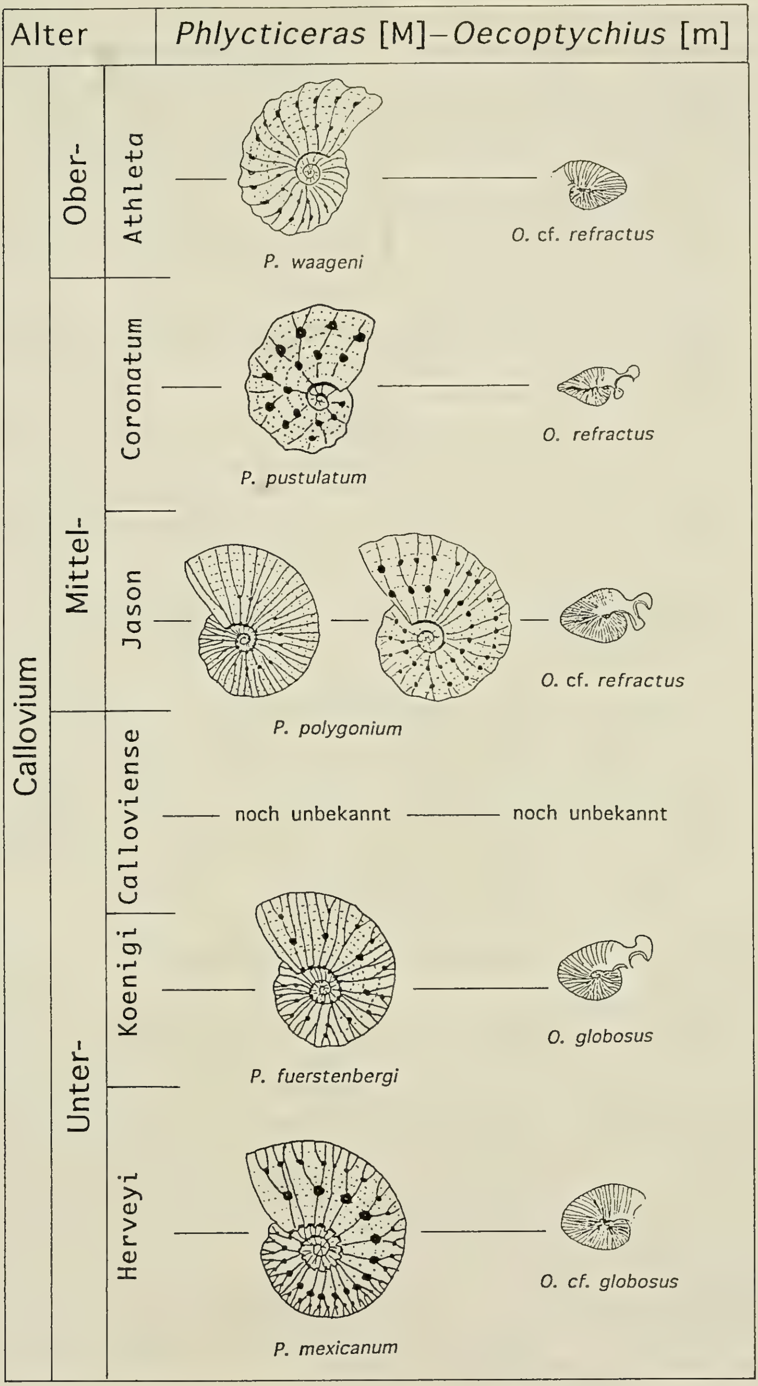

Bathonium
Ober-
Discus
noch unbekannt
noch unbekannt
Orbis
—? O. subrugosus (nom. nud.)
P. scheurlenae
Mittel-
Progr.-Hods.
P. cf. dorsocavatum
noch unbekannt
Unter-
Zigzag
O. subrefractus
P. dorsocavatum
Bajocium
Ober-
Parkinsoni
O. grossouvrei
P. buckmani
Garantiana
Oecoptychius sp.
P. aenigmaticum
Csernyeiceras
noch unbekannt

Abb. 2. Schematische Übersicht über die phylogenetische Entwicklung des Dimorphen-Paars *Phlycticeras/Oecoptychius.*


Alter
Phlycticeras [M]–Oecoptychius [m]
Callovium
Ober-
Mittel-
Unter-
Athleta
Coronatum
Jason
Calloviense
Koenigi
Herveyi
P. waageni
O. cf. refractus
P. pustulatum
O. refractus
P. polygonium
O. cf. refractus
noch unbekannt
noch unbekannt
P. fuerstenbergi
O. globosus
P. mexicanum
O. cf. globosus

(Fortsetzung von Abb. 2)

daran anschließenden leichten Depression. Eine Spiralstreifung wird allerdings von DOUVILLÉ nicht erwähnt und ist auch bei den anderen zu „*Oppelia*" *praeradiata* gestellten Funden nicht erkennbar. Bei letzteren handelt es sich jedoch auch um Steinkern-Exemplare, bei denen eine Spiralstreifung ohnehin kaum zu bemerken wäre. Die aus der Sauzei-Zone des höheren Unter-Bajociums beschriebene, recht engnabelige Art *Amblyoxyites amblys* BUCKMAN (1922, Taf. 33) könnte ebenfalls zwischen *Csernyeiceras* und *Phlycticeras* vermitteln. Dafür spricht insbesondere die Ausbildung der Externseite, bei der sich die glatte Fläche offensichtlich auf kurze Distanz verschmälern kann, was auf das ursprüngliche Vorhandensein eines wegen der Steinkern-Erhaltung nicht überlieferten, hahnenkammartig gewellten Hohlkiels hinzudeuten scheint. Ähnlich engnabelig wie *Amblyoxyites amblys* BUCKMAN, aber skulpturell noch enger an *Phlycticeras* anschließend ist die aus dem Unter-Bajocium von Oregon beschriebene Art „*Strigoceras*" *lenticulare* TAYLOR (TAYLOR 1988, Taf. 3, Fig. 8–9). Letztere kann kaum von der wesentlich jüngeren Art *P. aenigmaticum* unterschieden werden. Über die Ausbildung des Kiels, mit der die Zugehörigkeit von „*S.*" *lenticulare* zu den Phlycticeratinae letztendlich bewiesen werden könnte, geben weder die Abbildung noch die Beschreibung dieser Art hinreichende Auskunft.

Leider sind die Mikroconche von *Csernyeiceras verpillerense* (ROMAN & BOYER) und *C. subaspidoides* (VACEK) noch nicht bekannt. Vielleicht sind entsprechende Funde mit juvenilen Exemplaren oder Mikroconchen anderer Gattungen (z.B. gewisse Hammatoceratidae oder *Erycites*) verwechselt worden und daher bislang unbeachtet geblieben. Das ansonsten im Grunde durchgehend belegte Zusammenvorkommen von Mikro- und Makroconchen (Abb. 2) zeigt, daß es sich bei *Phlycticeras*/*Oecoptychius* nicht um allochthone, weit verdriftete Schalen handeln kann, sondern diese die Meeresräume in ihrem späteren Ablagerungsort auch tatsächlich besiedelten. Auch im andinen Raum (Nordchile) wurde bereits ein leider unhorizontierter Beleg eines *Oecoptychius* gefunden (mündl. Mitt. A. v. HILLEBRANDT, Berlin).

8. Von *Phlycticeras* abgeleitete Formen

Mit *Phlycticeras waageni* BUCKMAN scheint die Gattung *Phlycticeras* in der älteren Athleta-Zone des Ober-Calloviums zu erlöschen. Eine sich bereits viel früher von *Phlycticeras* abspaltende Seitenlinie reicht jedoch mit der Gattung *Oxydiscites* DACQUÉ noch mindestens in den mittleren Malm (Unter-Kimmeridgium). Die bisher rekonstruierbare Entwicklung dieser Seitenlinie soll an anderer Stelle detailliert vorgestellt werden. Die Abspaltung der zu *Oxydiscites* führenden Linie erfolgte spätestens im Mittel-Bathonium, wobei sich als Übergangsform *Oppelia redlichi* POPOVICI-HATZEG, die Typusart der Gattung *Strungia* ARKELL, anbietet. Letztere besitzt eine ausgeprägte Spiralstreifung und unterscheidet sich von *Phlycticeras dorsocavatum* (QUENSTEDT) im wesentlichen nur durch die Ausbildung eines ventromarginalen Knötchenstadiums. Sie ist jedoch sonst so ähnlich, daß beide Arten von VINCENT et al. (1988) sogar als synonym angesehen wurden.

Eine weitere eigentümliche Ammonitengruppe, die sich möglicherweise von *Phlycticeras* ableiten läßt, ohne daß einzelne Entwicklungsschritte bislang näher belegbar wären, ist die Gattung *Petitclercia* ROLLIER, deren Typusart *Ammonites mirabilis* DE GROSSOUVRE in einem bestimmten Faunenhorizont (Horizon à Rota) der

höheren Coronatum-Zone Westfrankreichs lokalisiert werden konnte (Cariou 1980: 22). Zwar sind bei *Petitclercia* bisher weder die Mikroconche bekannt, noch lassen die Abbildungen eine Spiralstreifung erkennen, doch erinnert sowohl der Windungsquerschnitt als auch die streng polyschizotome Skulptur mit lateralen und ventromarginalen Knoten frappierend an schlanke Phlycticeraten des Unter-Calloviums.

9. Conclusions

1. – A diagnosis is given for the hitherto poorly known strigate Middle Jurassic ammonite genus *Phlycticeras*. It is characterized by a rasor-sharp undulating septicarinate keel, which is finely serrate and sculptured by the lateral ribs. *Phlycticeras* is distinct from *Strigoceras* by a wider umbilicus, the absence of lateral grooves, and the rounded and flat keel of the latter. Moreover, *Strigoceras* does not exhibit any spines or nodes, and the ribbing style is more falcoid, and not based on a polyschizotome principle like in *Phlycticeras*.

2. – The ammonite genera *Phlycticeras* and *Oecoptychius* are demonstrated to represent a dimorphic couple for the following reasons:

– co-occurence of both genera over their full stratigraphical range from the Late Bajocian (Garantiana Zone) up to the basal Late Callovian (Athleta Zone, Trezeense Subzone); see Fig. 2.

– in several well-preserved specimens of *Oecoptychius grossouvrei* and *O. refractus* a spiral strigation is visible on the test and sometimes even on the surface of the internal mold.

– in juvenile stages, both genera exhibit identical suture lines and the same ontogenetic development.

3. – A new species, *Phlycticeras fuerstenbergi* n. sp. from the Early Callovian is described, and two new specific names are introduced herein: *Phlycticeras scheurlenae* nom. nov. (pro *Ammonites pustulatus giganteus* Quenstedt), which is shown to come from the Late Bathonian and the Early Callovian species *Oecoptychius globosus* nom. nov. (pro *Ammonites refractus macrocephali* Quenstedt). *Phlycticeras waageni* Buckman from the base of the Athleta Zone (Trezeense Subzone) represents the youngest known chronospecies of the genus.

4. – We assume that the genus *Phlycticeras* Hyatt originates in the Aalenian genus *Csernyeiceras* Géczy. Even in the Late Toarcian the genus *Phlyseogrammoceras* with its proposed microconch counterpart *Onychoceras* is a possible candidate as an ancestor of the Phlycticeratinae. Moreover, also the somewhat older Toarcian genus *Esericeras* Buckman resembles *Csernyeiceras* in many features especially by its very high and sharp septicarinate keel. The morphological features give evidence that *Esericeras* is probably synonymous with *Phlyseogrammoceras*. The stratigraphic gap between late *Csernyeiceras* and true early *Phlycticeras* in the Lower Bajocian may be linked by intermediate forms like „*Strigoceras*“ *lenticulare* Taylor, or *Amblyoxyites amblys* Buckman, which are difficult to place either in *Csernyeiceras* or in *Phlycticeras*.

5. – *Phlycticeras* and *Oecoptychius* are included in the Phlycticeratinae, together with *Csernyeiceras* Géczy, *Amblyoxyites* Buckman, *Oxydiscites* Dacqué, *Sphaerodomites* Rollier, *Strungia* Arkell, and probably also *Petitclercia* Rollier. The

Strigoceratinae splitted off from the Phlycticeratinae not later than in the Late Aalenian Concavum Zone via *Praestrigites* BUCKMAN.

6. – The genus *Phlycticeras* shows an almost cosmopolitic distribution with the exception of boreal and subboreal areas. Hence, it allows long-distance correlations across several faunal provinces. In the Andean Province the base of the Callovian is yet only recognizable by means of the *Phlycticeras* lineage. In western Europe, *Phlycticeras* represents a rare or even exotic faunal element with the exception of the Middle Callovian, when it is fairly common in Tethyan and adjacent areas, and shows a remarkable morphological variability, whereas both the older and younger chronospecies look much more uniformous. It is impossible to distinguish time equivalent antidimorphic chronospecies of *Oecoptychius* for all described *Phlycticeras* chronospecies, because the microconchs are much poorer in morphological features than the macroconchs are.

10. Literatur

ARKELL, W. J. (1951–58): A monograph of English Bathonian Ammonites. – Monogr. palaeont. Soc. 264 S., 33 Taf.; London.

– (1957): Cephalopoda, Ammonoidea. – *In*: MOORE, R. C. (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part L, Mollusca 4. 80–490, 558 Abb.; Lawrence/Kansas (University Press).

BENETTI, A. (1977): Note biostratigrafiche al Giurassico del „Covolo di Camposilvano“ nei Monti Lessini Veronesi. – Studi Trenti Sci. Nat., **54**: 227–245, 48 Abb.; Trento.

BENSHILI, K. (1989): Lias – Dogger du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Sédimentologie, biostratigraphie et évolution paléogéographique. – Doc. Lab. Géol. Lyon, **106**: 1–285, 24 Taf., 96 Abb.; Lyon.

BRASIL, L. (1894): Céphalopodes nouveaux ou peu connus des étages Jurassiques de Normandie. – Bull. Soc. Géol. Normandie, **16**: 27–46, 4 Taf.; Le Havre.

BUCKMAN, S. S. (1914): Yorkshire Type Ammonites, Part 8: 98–102, 9 Taf.; London (Wesley).

– (1920): Yorkshire Type Ammonites, Part 23: 19–24, 1 Abb., 13 Taf.; London (Wesley).

– (1922): Yorkshire Type Ammonites, Part 33, 16 Taf.; London (Wesley).

CALLOMON, H. J. (1985): The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. – *In*: COPE, J. C. & SKELTON, P. R. (Hrsg.): Evolutionary casehistories from the fossil record. – Spec. Pap. Palaeont., **33**: 49–90, 4 Taf., 8 Abb., 1 Tab.; London.

– (1995): Time from fossils: S. S. BUCKMAN and Jurassic high-resolution geochronology. – *In*: LE BAS, M. J. (Hrsg.): Milestones in Geology. – Mem. geol. Soc. London, **16**: 127–150, 6 Abb., 5 Tab.; London.

CALLOMON, H. J. & CHANDLER, R. B. (1994): Some early Middle Jurassic ammonites of Tethyan affinities from the Aalenian of southern England. – Palaeopelagos, spec. Publ., **1**: 17–40, 8 Taf., 2 Abb.; Roma.

CALLOMON, J. H., CRESTA, S. & PAVIA, G. (1994): A revision of the classical Aalenian succession in the Middle Jurassic of San Vigilio, Lake Garda, Northern Italy. – Geobios, Mém. spéc., **17**: 103–110, 1 Abb.; Lyon.

CALLOMON, J. H., DIETL, G. & NIEDERHÖFER, H.-J. (1983): Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwäbischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **148**: 1–13, 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

CALLOMON, J. H., DIETL, G. & PAGE, K. N. (1988): On the ammonite faunal horizons and standard zonations of the Lower Callovian Stage. – *In*: ROCHA, R. B. & SOARES, A. P. (Hrsg.): 2nd Int. Symp. Jurass. Stratigr., **1**: 359–376, 1 Abb., 3 Tab.; Lisboa.

CALLOMON, H. J. & WRIGHT, J. K. (1989): Cardioceratid and Kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire. – Palaeontology, **32**: 799–836, 9 Taf., 5 Abb., 3 Tab.; London.

CARIOU, E. (1980): L'étage Callovien dans le Centre-Ouest de la France. **1**. Stratigraphie et Paléogéographie; **2**. Les Reineckeiidae (Ammonitina): Systématique, dimorphisme et évolution. Thèse des Sciences, Univ. Poitiers. 828 S., 71 Taf., 276 Abb.; Poitiers.

– (1984): Biostratigraphic subdivision of the Callovian stage in the Subtethyan province of ammonites, correlations with the Subboreal zonal scheme. – *In*: ZEISS, A. & MICHELSEN, O. (Hrsg.): Int. Symp. Jurass. Stratigr. 1984, **2**: 316–326, 2 Tab.; Copenhagen (Geol. Surv. Denmark).

CARIOU, E. & KRISHNA, J. (1988): The Tethyan Reineckeiinae of Kachchh and Jaisalmer (West India): systematic, biostratigraphic and biogeographic implications. – Palaeontographica, A, **203**: 149–170, 5 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

CARIOU, E., MELÉNDEZ, G., SEQUEIROS, L. & THIERRY, J. (1988): Biochronologie du Callovien de la province d'ammonites submediterranéennes réconnaissance dans les chaines iberiques de subdivisions fines distinguées dans le centre-ouest de la France. – *In*: ROCHA, R. B. & SOARES, A. P. (Hrsg.): 2nd Int. Symp. Jurass. Stratigr., **1**: 395–406, 7 Abb.; Lisboa.

CHRIST, H. A. (1960): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Malm in Westsizilien. – Schweiz. paläont. Abh., **77/3**: 1–141, 9 Taf., 14 Abb.; Basel.

COLLIGNON, M. (1958): Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar, **2**, Bathonien, Callovien. Taf. 6–33; Tananarive (Serv. Geol.).

CORROY, G. (1932): Le Callovien de la bordure orientale du Bassin de Paris. – Mém. Carte géol. France, **29**, VII+329 S., 29 Taf., 62 Abb.; Paris.

COUFFON, O. (1919): Le Callovien du Chalet, commune de Montreuil-Bellay (Marne-et-Loire). – Bull. Soc. d'Études sci. d'Angers, **49**: 15–97; 18 Taf.; Angers.

CRESTA, S. (1994): Distribution stratigraphique des Hammatoceratidae au Toarcien et Aalénien d'Ombie Marche (Italie). – Proceedings 3rd International Meeting on Aalenian and Bajocian Stratigraphy. – Miscellanea Serv. geol. naz., **5**: 113–115, 1 Abb.; Roma.

CRESTA, S. & GALÁCZ, A. (1990): Mediterranean basal Bajocian ammonite faunas. Examples from Hungary and Italy. – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40**: 165–198, 13 Taf., 3 Abb.; Roma.

CRICK, G. C. (1900): Note on ZIETEN's Type-specimens of *Ammonites polygonius* and *Ammonites discoides*. – Geol. Mag., N. S. (4), **7**: 561–564; London.

DIETL, G. (1981): Über *Macrocephalites* (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium/Callovium-Grenzschichten der Zollernalb (SW-Deutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **68**: 1–15, 1 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.

– (1986): Erstnachweis von *Oecoptychius subrefractus* (S. BUCKM.) (Ammonoidea) aus dem Unter-Bathonium (Mittl. Jura) von SW-Deutschland. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., **119**: 1–13, 4 Abb.; Stuttgart.

– (1988): Der Hamiten-Ton (Ober-Bajocium, Mittl. Jura) in Bauaufschlüssen der neuen Bundesautobahn A 8, Streckenabschnitt Aichelberg – Gruibingen. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **143**: 59–77, 4 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

– (1994): Der *hochstetteri*-Horizont – ein Ammonitenfaunen-Horizont (Discus-Zone, Ober-Bathonium, Dogger) aus dem Schwäbischen Jura. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **202**: 1–39, 13 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

DIETL, G., FLAIG, R. & GLÜCK, E. (1978): Zur Stratigraphie des Ober-Bajocium (Braunjura δ/ε-Grenzschichten) am Plettenberg bei Balingen, Württemberg. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **40**: 1–16, 5 Abb.; Stuttgart.

DIETL, G. & KAPITZKE, M. (1983): Das Bathonium (Mittlerer Jura) zwischen Aalen und Bopfingen, östl. Schwäb. Alb. 1. Mittel-Bathonium. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **93**: 1–27, 3 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

DIETZE, V. & CHANDLER, R. B. (1996): Die Zone des *Zigzagiceras zigzag*. – Fossilien, **1996/3**: 159 –166, 9 Abb.; Korb.

DIETZE, V. & CHANDLER, R. B. (1998): New Ammonites from the Zigzag Bed of Dorset. – Proc. Dorset nat. Hist. archaeolog. Soc., **119**(1997): 109–116, 2 Taf., 1 Abb.; Dorset.

DIETZE, V., KRIEGER, T. & SCHWEIGERT, G. (1997): Über *Oecoptychius subrefractus* (BUCKMAN), *Asphinctites tenuiplicatus* (BRAUNS) und *Polysphinctites secundus* (WETZEL) (Ammonoidea) aus dem Unter-Bathonium (Mittlerer Jura) der Oberpfalz (Nordost-Bayern, Süddeutschland). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **245**: 1–25, 3 Taf., 2 Abb.; Stuttgart.

DIETZE, V. & STOLMAR, M. (1990): Die Normandie für Fossiliensammler, 2. Teil. – Fossilien, **1990**: 163–168, 9 Abb.; Korb.

DONOVAN, D. T., CALLOMON, J. H. & HOWARTH, M. K. (1981): Classification of Jurassic Ammonitina. – *In*: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol., **18**: 101–155, 5 Abb.; London & New York (Academic Press).

DOUVILLÉ, H. (1884): Sur quelques fossiles de la zone à *Amm. Sowerbyi* des environs de Toulon. – Bull. Soc. géol. France, 3ème sér., **13**: 12–44, 3 Taf., 17 Abb.; Paris.

ELMI, S. (1963): Les Hammatoceratina (Ammonitina) dans le Dogger inférieur du Bassin Rhodanien. – Trav. Lab. Géol. Lyon, N. S., **10**: 1–144, 11 Taf., 35 Abb.; Lyon.

– (1967): Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. – Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **19**: 1–845, 17 Taf., 206 Abb.; Lyon.

ELMI, S. & MOUTERDE, R. (1997): Les faunes de *Czernyeiceras* (Hammatoceratinae, Ammonitina) à la limite du Toarcien et de l'Aalénien. – Cah. Univ. Cath. Lyon, Sér. Sci., **10**: 103–116, 3 Taf., 1 Tab.; Lyon.

ENAY, R. (1978): A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. – Haliotis, **8**: 97–118, 3 Taf.; Paris.

ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg, 3. Aufl. XXXI+645 S., 6 Taf., 265 Abb., 5 Profile, 1 Kt.; Stuttgart (Schweizerbart).

ERNI, A. v. (1934): Zur Stratigraphie und Paläontologie des Callovien und Oxfordien im Weißensteingebiet (Kt. Solothurn). – Mitt. naturf. Ges. Solothurn, **10/22**: 1–38, 1 Taf.; Solothurn.

FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. (1985): El Bajociense en la Cordillera Ibérica. 848+23 S., 67 Taf., 116 Abb.; Madrid (Facultad de Ciencias Géologicas, Depart. de Paleontología, Universidad Complutense).

FERNÁNDEZ LÓPEZ, S., CHONG, G., QUINZIE, L. A. & WILKE, H.-G. (1994): The Upper Bajocian and Bathonian in the Cordillera de Domeyko, North-Chilean Precordillera: Sedimentological and biostratigraphical results. – Geobios, Mém. spéc., **17**: 187–201, 1 Taf., 6 Abb.; Lyon.

FISCHER, E. (1913): Über einige neue oder in Schwaben bisher unbekannte Versteinerungen des Braunen und Weißen Jura. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **69**: 31–59, 1 Taf.; Stuttgart.

FISCHER, J.-C. (1994): Révision critique de la Paléontologie française d'ALCIDE D'ORBIGNY. **1**. Céphalopodes jurassiques. XII+340 S., 90 Taf., 1 Abb.; Paris, Milan & Barcelona (Masson).

GALÁCZ, A. (1984): Ammonites and stratigraphy of the Bathonian at Ofalu, eastern Mecsek Mountains (S. Hungary). – Ann. Univ. Sci. Budapest, sect. Geol., **24**: 165–181, 4 Taf.; Budapest.

GAUTHIER, H., RIOULT, M. & TRÉVISAN, M. (1995): Enregistrement biostratigraphique exceptionnel dans l'«Oolithe ferrugineuse de Bayeux» au Sud de Caen (Normandie, France): complément au stratotype du Bajocien. – Comptes Rend. Acad. Sci. Paris, sér. 2a, **321**: 317–323, 2 Abb.; Paris.

–, – & – (1996): Répartition biostratigraphique des ammonites dans l'Oolithe ferrugineuse de Bayeux (Bajocien) à Feuguerolles-sur-Orne (Calvados). Eléments nouveaux pour une révision des Garantianinae. – Géologie de la France, **1996**/2: 27–67, 14 Taf., 10 Abb.; Paris.

GÉCZY, B. (1966): Ammonoidés jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie, Part. I, Hammatoceratidae. – Geol. Hungarica, **34**: 1–276, 44 Taf.; Budapest.

– (1984): The jurassic ammonites of Villany. – Ann. Univ. Sci. Budapest, sect. Geol., **24**: 189–198; Budapest.

GÉRARD, C. & CONTAUT, H. (1936): Les ammonites de la Zone à *Peltoceras athleta* du Centre-Ouest de la France. – Mém. Soc. géol. France, N. S., Tome 13, **29**: 1–100, 19 Taf.; Paris.

GLANGEAUD, P. (1897): Sur la forme de l'ouverture de quelques ammonites. – Bull. Soc. géol. France, sér. 3, **25**: 99–107, 1 Taf.; Paris.

GRÖSCHKE, M. (1985): Stratigraphie und Ammonitenfauna der Jurarelikte zwischen Straubing und Passau (Niederbayern). – Palaeontographica, A, **191**: 1–68, 6 Taf., 20 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.

GRÖSCHKE, M. & HILLEBRANDT, A. v. (1994): The Bathonian in Northern Chile. – Geobios, Mém. spéc., **17**: 255–264, 1 Taf., 1 Abb., 1 Tab.; Lyon.

GROSSOUVRE A. DE (1930): Notes sur le Bathonien moyen. – Centenaire Soc. Géol. France, Livre jubilaire 1830–1930, **2**: 363–388, 2 Taf.; Paris.

GUEX, J. (1967): Dimorphisme sexuel d'un groupe d'*Hammatoceras* et position systématique du genre *Onychoceras*. – Bull. Lab. Géol., Minéral., Géophys. Mus. Géol. Univ. Lausanne, **168**: 1–12, 2 Taf.; Lausanne.

HAHN, W. (1972): Neue Ammonitenfunde aus dem Bathonium (Braunjura ε) der Schwäbischen Alb. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **14**: 7–16, 2 Taf., 2 Abb.; Freiburg i. Br.

HELLER, F. & ZEISS, A. (1972): J. M. C. REINECKE und sein Werk: Des Urmeeres Nautili und Argonautae aus dem Gebiet von Coburg und Umgebung. – Erlanger geol. Abh., **90**: 1–42, 4 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; Erlangen.

HINKELBEIN, K. (1975): Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Jura von Ostspanien. VIII. Stratigraphie und Fazies im Mitteljura der zentralen Iberischen Ketten. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **148**: 139–184, 14 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

JAIN, S. (1997): On the Earliest Occurrence of Genus *Phlycticeras* HYATT in Kachchh, Western India. – J. geol. Soc. India, **49**: 75–80, 3 Abb.; Calcutta.

JEANNET, A. (1951): Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und Umgebung. – Beitr. Geol. Schweiz, geotechn. Ser., **13/5**: 1–240, 107 Taf.; Bern.

KENNEDY, W. J. & COBBAN, W. A. (1976): Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. – Spec. Papers in Palaeontology, **17**, 94 S., 11 Taf., 24 Abb., 5 Tab.; London.

KUHN, O. (1939): Die Ammoniten des fränkischen Calloviums. – Nov. Acta Leopold., N. F., **6**: 451–533, 10 Taf.; Halle/Saale.

LOCZY, L. (1915): Monographie der Villányer Callovien-Ammoniten. – Geol. Hungar., **1**: 255–502, 14 Taf., 149 Abb.; Budapest.

MAIRE, V. (1928): Contribution à la connaissance de la faune des Marnes à *Creniceras renggeri* dans la Franche-Comté septentrionale. Études sur les Oppéliidés. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **10**: 5–60, 3 Taf.; Lyon.

MANGOLD, C., ELMI, S. & GABILLY, J. (1971): Les faunes du Bathonien dans la moitié sud de la France. Essai de zonation et de correlations. – Mém. B. R. G. M., **75**: 103–132; Paris.

MANGOLD, C., MARCHAND, D., THIERRY, J. & TARKOWSKI, R. (1996): Les Ammonites de l'Oolite de Balin (Pologne); nouvelles données et réinterprétation stratigraphique. – Rev. Paléobiol., **15**: 55–77, 3 Taf.; Genève.

MELÉNDEZ, G. (1978): Estratigrafía del Calloviense y Oxfordiense de Ventas de San Pedro (Región de Ariño – Oliete, provincia de Teruel). – Grupo Español de Mesozoico, Excursiones al Jurasico de la Cordillera Iberica, 4.–8. Oct. 1978. 9 S., 2 Abb.; Madrid (Univ. Complut. Madrid).

NEUMAYR, M. (1878): Über unvermittelt auftretende Cephalopoden-Typen im Jura Mittel-Europas. – Jb. k.-k. geol. Reichsanst., **28**: 37–80; Wien.

OLÓRIZ, F. & SCHAIRER, G. (1983): *Barthelia* n. g., n. sp. (Taramelliceratinae, Ammonitidae). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1983**: 577–584, 4 Abb.; Stuttgart.

PAGE, K. N. (1996): Observations on the succession of Ammonite faunas in the Bathonian (Middle Jurassic) of South-West England, and their correlation with a Sub-mediterranean "Standard Zonation". – Proc. Ussher Soc., **9**: 45–53, 3 Abb., Callington/Cornwall.

PARONA, C. F. & BONARELLI, G. (1895): Sur la faune du Callovien inférieur (Chanasien) de Savoie. – Mém. Acad. Savoie, 4ème sér., **6**: 1–179, 11 Taf.; Chambéry.

PAVIA, G. (1994): Taphonomic remarks on D'ORBIGNY's type-Bajocian (Bayeux, west France). – Miscellanea, **5**: 93–105, 3 Taf., 6 Abb.; Roma.

PETITCLERC, P. (1906): Le Callovien de Baume-les-Dames (Doubs), sa faune. 96 S.; Vesoul (L. Bon).

PHILLIPS, D. (1977): Catalogue of the Type and Figured Specimens of Mesozoic Ammonoidea in the British Museum (Natural History). III+220 S.; London (British Museum).

POMPECKJ, J. (1894): Über Ammoniten mit anomaler Wohnkammer. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **49**: 220–290, 1 Taf., 5 Abb.; Stuttgart.

PRASAD, S. & KANJILAL, S. (1989): *Peltoceras (Peltoceras) athleta* (PHILLIPS), an Upper Callovian (Jurassic) index ammonite from Kutch (Gujaral), Western India. – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1989**: 380–384, 2 Abb.; Stuttgart.

QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Petrefaktenkunde Deutschlands. **1/1**. Cephalopoden. IV+580 S., 35 Taf.; Tübingen (Fues).

– (1857): Über die Rückenhöhle in der Schale gewisser Ammoniten (Dorso-cavati). – N. Jb. Mineral., Geol. Paläont., **1857**: 545; Stuttgart. – [1857a]

– (1856–57): Der Jura. 842 S., 45 Abb., 100 Taf.; Tübingen (Laupp). – [1857b]

– (1883–85): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **1**. Der Schwarze Jura. 1–440, 54 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

– (1886–87): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. **2.** Der Braune Jura. 441–815, 36 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Reinecke, J. C. M. (1818): Maris protogaei Nautilos et Argonautas vulgo Cornua Ammonis in agro Coburgico et vicino reperiundos... 90 S., 13 Taf.; Coburg (Ahl).

Reuter, L. (1908): Die Ausbildung des oberen Braunen Jura im nördlichen Teile der Frankenalb. – Geogn. Jh., **20:** 19–134, 9 Beil.; München.

Rollier, L. (1909): Phylogénie des principaux genres d'ammonoides de l'Oolithique (Dogger) et de l'Oxfordien. – Arch. Sci. phys. natur., **28:** 613–623; Genève.

– (1911): Les Faziès du Dogger ou Oolithique dans le Jura et les Régions voisines. 352 S., 56 Abb., 9 Tab.; Zürich (Georg).

Roman, F. (1938): Les ammonites jurassiques et crétacées. Essai de génera. 554 S., 496 Abb., 53 Taf.; Paris (Masson).

Roman, F. & Debrun, P. (1924): Études sur le Callovien de la vallée du Rhône. Le Callovien de Naves. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **6/5:** 11–111, 12 Taf.; Lyon.

Rulleau, L. (1996): Les Hammatoceratidae du Toarcien et de l'Aalénien de la region lyonnaise. 14 S., 37 Taf., 4 Abb.; Lozanne (Comité d'Entreprise des Ciments Lafarge édition).

Sandoval, J. (1980): A revision of the Bajocian divisions in the subbetic Domain (southern Spain). – Mem. Descr. Carta geol. d'Italia, **40:** 141–162, 3 Taf., 8 Abb.; Roma.

Sandoval, J., Westermann, G. E. G. & Marschall, M. C. (1990): Ammonite fauna, stratigraphy and ecology of the Bathonian – Callovian (Jurassic) Tecocoyunca Group, South Mexico. – Palaeontographica, A, **210:** 93–149, 20 Taf., 9 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

Sapunov, J. G. (1971): The Bajocian ammonite genus *Bradfordia* S. Buckman, 1910 (Oppeliidae) in Bulgaria. – Bull. geol. Inst., ser. Paleont., **20:** 73–90, 3 Taf.; Sofia. – [Bulgarisch]

Sayn, G. & Roman, F. (1928): Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de la Voulte-sur-Rhône. – Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **13/2:** 1–165, 12 Taf., 29 Abb.; Lyon.

Scheurlen, H. (1927): Die pustulaten Ammoniten des oberen braunen Jura. Vortrag und Diskussionen. – Paläont. Z., **8:** 96–97; Berlin.

– (1928): *Strigoceras* und *Phlycticeras*. – Palaeontographica, **70:** 1–40, 4 Taf.; Stuttgart.

Schindewolf, O. H. (1964): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. – Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., **3:** 263–432, 94 Abb.; Wiesbaden.

– (1965): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. – Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., **4:** 411–508, 58 Abb.; Wiesbaden.

Schlegelmilch, R. (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. 284 S., 59 Taf., 15 Abb.; Stuttgart & New York (Fischer).

Schloenbach, U. (1865): Beiträge zur Paläontologie der Jura- und Kreide-Formation im nordwestdeutschen Deutschland. I. Ueber neue und weniger bekannte jurassische Ammoniten. – Palaeontographica, **8:** 147–192, 6 Taf.; Cassel.

Schweigert, G. (1995): Neues über *Oxydiscites* Dacqué (Ammonitina, Streblitinae). – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **232:** 1–13, 2 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

– (1997): Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* Spath und *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura. – Stuttgarter Beitr. Naturkde., B, **246:** 1–29, 2 Abb., 6 Taf., 2 Tab.; Stuttgart.

Spath, L. F. (1927–33): Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch). – Mem. geol. Surv. India, Palaeont. Indica, n. S., **9:** VII+945 S., Taf.; Calcutta.

Sturani, C. (1967): Ammonites and stratigraphy of the Bathonian in the Digne-Barrême area. – Boll. Soc. paleont. Ital., **5:** 3–57, 24 Taf., 4 Abb.; Modena.

Taylor, D. C. (1988): Middle Jurassic (late Aalenian and early Bajocian) ammonite biochronology of the Snowshoe Formation, Oregon. – Oregon Geology, **50:** 123–138, 4 Taf., 3 Abb.; Portland/Oregon.

Taylor, D. C. & Smith, P. (1991): Eastern Oregon and adjacent areas. – *In*: Westermann, G. E. G. (Hrsg.): Jurassic of the Circum-Pacific. 67–72, 3 Taf., 3 Abb.; Cambridge & New York (University Press).

Thierry, J., Cariou, E., Elmi, S., Mangold, C., Marchand, D. & Rioult, M. (1997): Callovien. – *In*: Cariou, E. & Hantzpergue, P. (Hrsg.): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. – Bull. Centre Rech. Elf Explor. Prod., Mém., **17:** 63–78, 2 Taf., 2 Tab.; Pau.

Till, A. (1910–1911): Die Ammonitenfauna des Kelloway von Villany (Ungarn). – Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung., **23**: 251–272, 4 Taf., **24**: 1–49, 1 Abb., 8 Taf.; Wien & Leipzig.

Torrens, H. (1987): Ammonites and stratigraphy of the Bathonian rocks in the Digne-Barrême area (South-Eastern France, Dept. Alpes de Haute Provence). – Boll. Soc. paleont. Ital., **26**: 93–108, 2 Abb., 9 Taf.; Modena.

Trauth, F. (1923): Über eine Doggerfauna aus dem Lainzer Tiergarten bei Wien. – Ann. naturhist. Mus., **36**: 105–246, 1 Taf.; Wien.

– (1928): Geologie der Klippenregion von Ober-St. Veit und des Lainzer Tiergartens. – Mitt. geol. Ges. Wien, **21**: 35–132; Wien.

Vacek, M. (1886): Über die Fauna der Oolithe von Cap S. Vigilio. – Abh. k.-k. geol. Reichsanst., **12**: 57–212, 20 Taf., 3 Abb.; Wien.

Vincent, E., Marchand, D. & Gauthier, H. (1988): *Strigoceras dorsocavatum* (Quenstedt) (Strigoceratidae): une espèce caractéristique du Bathonien inférieur. – Geobios, **21**: 789–796, 1 Taf., 1 Abb.; Lyon.

Waagen, W. (1875): Jurassic Fauna of Kutch. The Cephalopoda. – Palaeontographica Indica, **1/2**: 23–76, 10 Taf.; Calcutta.

Wendt, J. (1963): Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen im Dogger Westsiziliens. – Boll. Soc. paleont. Ital., **2**: 57–145, 19 Taf., 4 Abb.; Modena.

Westermann, G. E. G. (1956): Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **103**: 233–279, 9 Abb., 3 Beil.; Stuttgart.

– (1958): Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands. – Beih. geol. Jb., **32**: 1–103, 49 Taf., 9 Abb., 2 Tab.; Hannover.

– (1996): Circum-Gondwanan Ammonite Correlation at the Bathonian-Callovian Boundary. – GeoResearch Forum, **1/2**: 485–492, 2 Abb.; Zürich.

Westermann, G. E. G., Corona, R. & Carrasco, R. (1984): The Andean mid-Jurassic *Neuqueniceras* ammonite assemblage of Cualac, Mexico. – Geol. Assoc. Canada, spec. Pap., **27**: 99–112, 2 Abb., 3 Taf.; Toronto.

Westermann, G. E. G. & Riccardi, A. C. (1972): Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine-Chilean Andes. – Palaeontographica, A, **140**: 1–116, 31 Taf., 40 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.

– & – (1985): Middle Jurassic ammonite evolution in the Andean Province and emigration to Tethys. – *In*: Bayer, U. & Seilacher, A. (Hrsg.): Sedimentary and evolutionary cycles. – Lect. Notes Earth Sci, **1**: 6–34, 9 Abb., 1 Tab.; Berlin.

Wetzel, W. (1924): Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des mittleren Doggers von Nordwesteuropa. – Palaeontographica, **65**: 155–247; Stuttgart.

– (1937): Studien zur Paläontologie des nordwesteuropäischen Bathonien. – Palaeontographica, A, **87**: 77–157, 14 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.

Wiedmann, J. & Kullmann, J. (1981): Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny. – *In*: House, M. R. & Senior, J. R. (Hrsg.): The Ammonoidea. – Systematic Association, spec. Vol., **18**: 215–255, 22 Abb.; London & New York (Academic Press).

Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 207 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).

– (1987): Mißverständnisse um das biologische Artkonzept. – Paläont. Z., **61**: 3–15; Stuttgart.

Wunstorf, W. (1905): Die Fauna der Schichten mit *Harpoceras dispansum* Lyc. vom Gallberg bei Salzgitter. – Jb. königl. Preuß. geol. Landesanst., **25**: 488–525, 4 Taf.; Berlin.

Zakrzewski, A. J. A. (1887): Die Grenzschichten des Braunen zum Weißen Jura in Schwaben. – Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, **43**: 87–141, 2 Taf.; Stuttgart.

Zeiss, A. (1956): *Hecticoceras* und *Reineckeia* im Mittel- und Ober-Callovium von Blumberg (Südbaden). – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., N. F., **80**: 1–101, 4 Abb. 4 Taf.; München.

Zieten, C. H. v. (1830–1834): Die Versteinerungen Württembergs. 102 S., 72 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).

Adressen der Verfasser:

Dr. G. Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D – 70191 Stuttgart.
Volker Dietze, Benzstr. 9, D – 73469 Riesbürg.

Tafel 1

Fig. 1. *Phlycticeras aenigmaticum* (Fernández López). Vermutlich Garantiana-Zone, Oolithe ferrugineuse de Bayeux („Untere Ferrugineenschichten"), St.-Vigor-le-Grand (Calvados, N-Frankreich). NHMB Inv.-Nr. I 9991 (Coll. L. Saemann 1855). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 2. *Phlycticeras buckmani* (Brasil), Holotypus. Reproduktion aus Brasil 1894, Taf. 4, Fig. 4. Ober-Bajocium, Parkinsoni-Zone, Sully (Normandie). – x1.

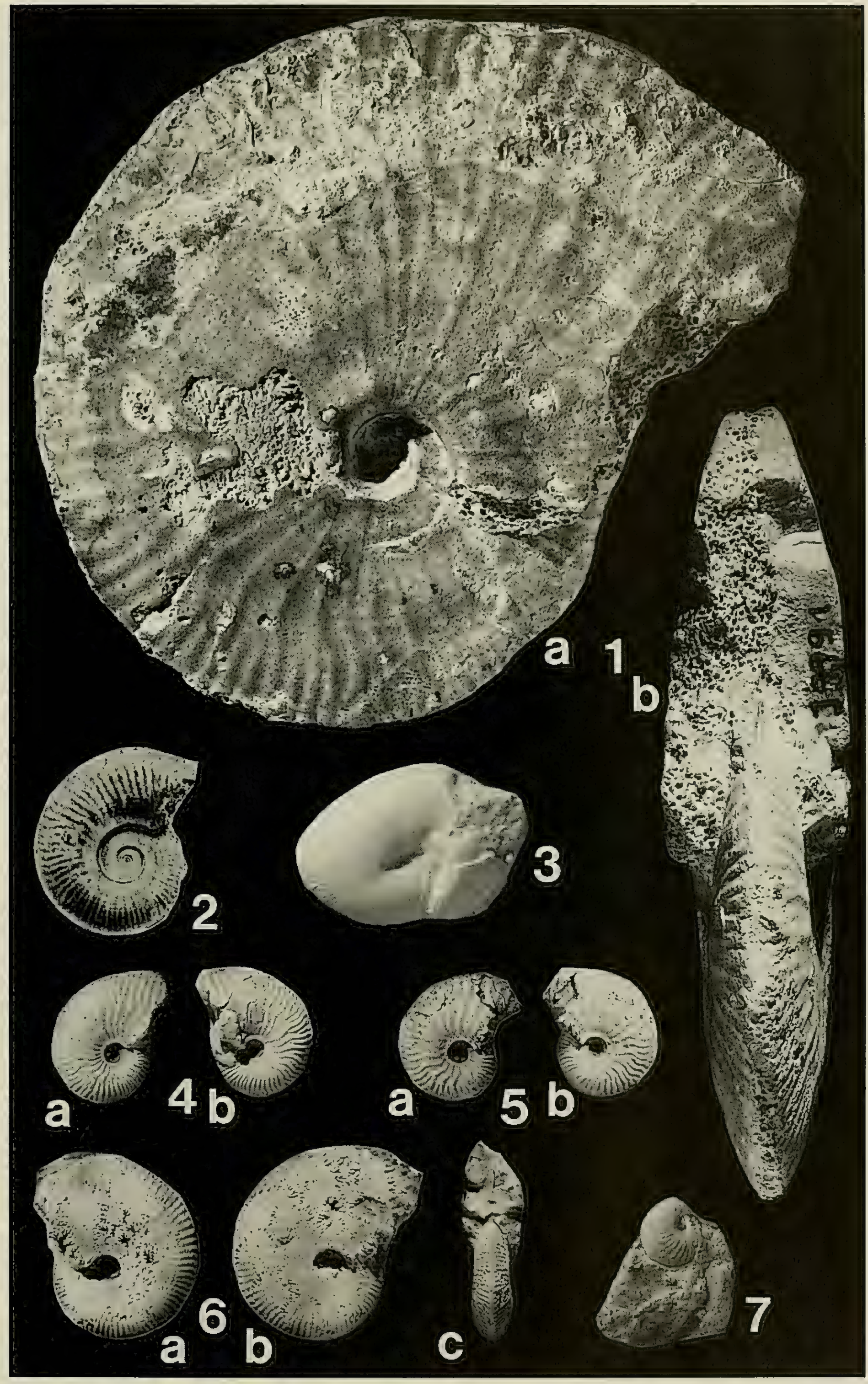
Fig. 3. *Oecoptychius grossouvrei* Brasil. Parkinsoni-Zone, Oolithe ferrugineuse de Bayeux, Port-en-Bessin. SMNS, o. Nr., Abguß aus Sammlung R. Bopp (Gechingen). – x2.

Fig. 4. *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt). Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, ?Macrescens-Subzone, Dentalienton-Formation, Eningen/Achalm, mittlere Schwäbische Alb. GPIT Inv.-Nr. 1839. – a, b: Lateralansichten. – x1.

Fig. 5. *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt). Orig. zu *Ammonites pustulatus parkinsoni* Quenstedt 1887. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, ?Macrescens-Subzone, Dentalienton-Formation, Eningen/Achalm, mittlere Schwäbische Alb. SMNS Inv.-Nr. 28449/1. – a, b: Lateralansichten. – x1.

Fig. 6. *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt). Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, ?Macrescens-Subzone, Dentalienton-Formation, Blumberg, Stoberg. SMNS Inv.-Nr. 63441/1 (leg. G. Dietl). – a, b: Lateralansichten, c: Ventralansicht. – x1.

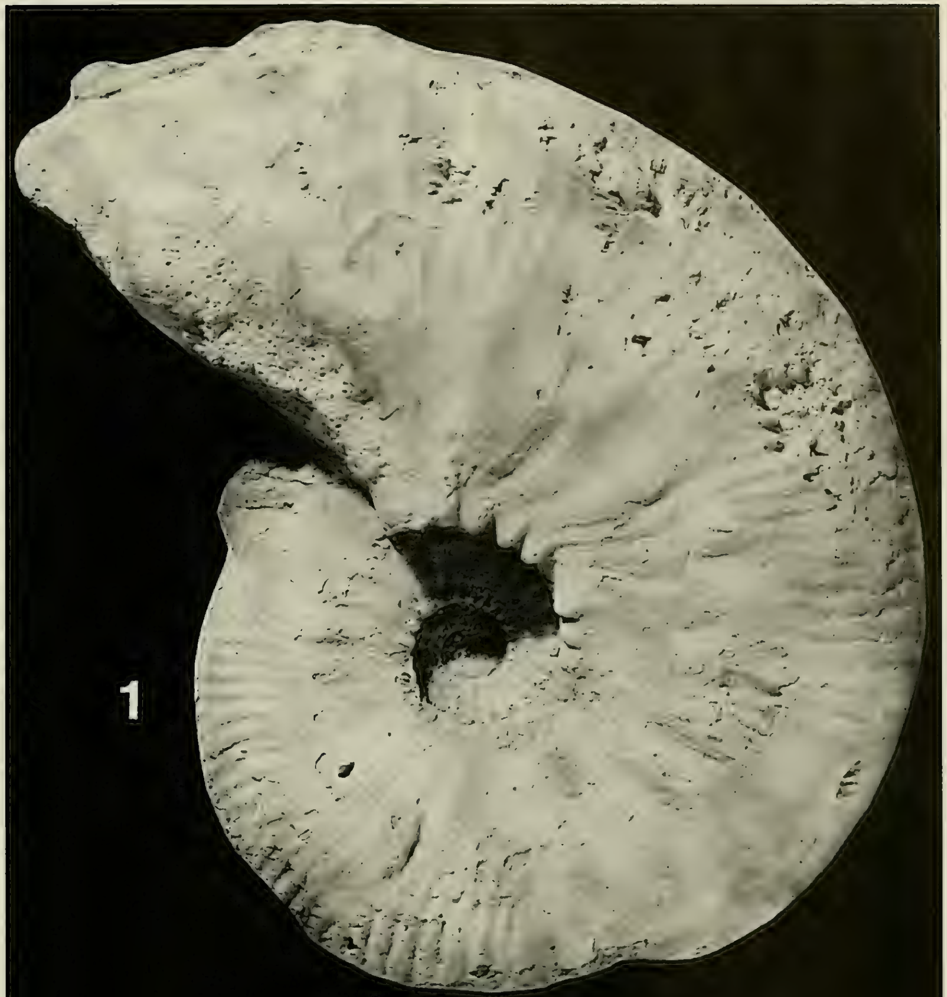
Fig. 7. *Oecoptychius subrefractus* (Buckman), Innenwindung. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3 in Dietze et al. 1997. SMNS Inv.-Nr. 63236/2 (leg. V. Dietze). – x1,5.


a
1
b
2
3
a
4
b
a
5
b
a
6
b
c
7

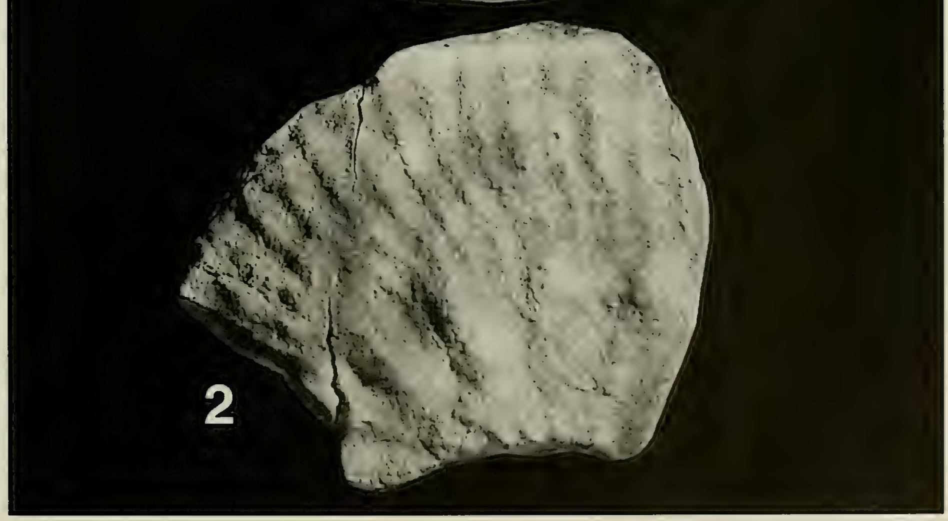
Tafel 2

Fig. 1. *Phlycticeras scheurlenae* nom. nov., Holotypus. Orig. zu *Ammonites pustulatus giganteus* Quenstedt. Ober-Bathonium, Orbis-Zone, Orbis-Oolith. Albstadt-Laufen, „Brunnental", westliche Schwäbische Alb. GPIT (leg. Koch). – x1.

Fig. 2. *Phlycticeras scheurlenae* nom. nov., Ober-Bathonium, Zone der *Choffatia jupiter*, Quebrada San Pedro, N-Chile (leg. A. von Hillebrandt, Nr. 790322/1). – x1.



1



2

Tafel 3

Fig. 1. *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt). Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Varians-Oolith, Basis Bank 4 in Profil Dietl & Kapitzke (1983), Bopfingen, Straße nach Kirchheim, östliche Schwäbische Alb. SMNS Inv.-Nr. 63246 (leg. V. Dietze). – x1.

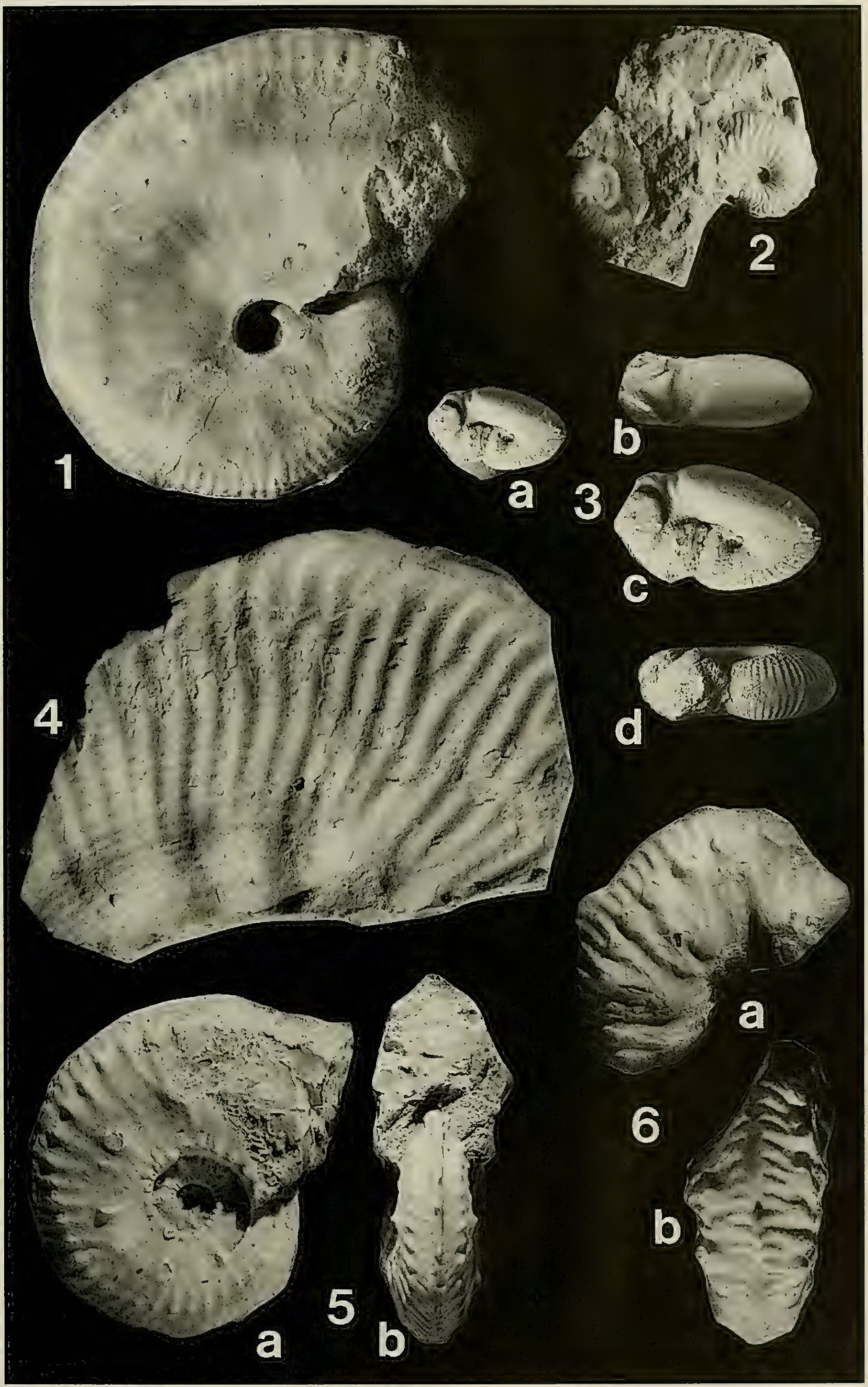
Fig. 2. *Phlycticeras dorsocavatum* (Quenstedt), Innenwindung mit zahnradartigem Hohlkiel. Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3 in Dietze et al. 1997. SMNS Inv.-Nr. 63448 (leg. V. Dietze). – x1.

Fig. 3. *Oecoptychius subrefractus* (Buckman). Unter-Bathonium, Zigzag-Zone, Macrescens-Subzone, Profil Hartenricht SW Schwandorf/Oberpfalz, Schicht 3 in Dietze et al. 1997. SMNS Inv.-Nr. 63236/1 (leg. V. Dietze). – a, c: Seitenansicht; b, d: Ventralansichten. – a: x1, b,c: x1,5.

Fig. 4. *Phlycticeras scheurlenae* nom. nov., Ober-Bathonium, ?Zone der *Choffatia jupiter*, Caracoles, N-Chile (Latexabguß, leg. V. Covacevich). – x1.

Fig. 5. *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann, Abguß. Unter-Callovium, Herveyi-Zone, Keppleri-Subzone, *quenstedti*-Horizont, Macrocephalen-Oolith, Anwil/Schweiz (Orig. PIMUZ 017205, leg. H. Rieber). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 6. *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann. Basales Unter-Callovium, Quebrada San Pedro, Nord-Chile (leg. A. v. Hillebrandt, TU Berlin Nr. 790322/3). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.


1
2
a
b
3
c
d
4
a
6
b
5
a
b

Tafel 4

Fig. 1. *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann. Unter-Callovium, Herveyi-Zone, Keppleri-Subzone, *quenstedti*-Horizont, Macrocephalen-Oolith, Geisingen/Donau. SMNS Inv.-Nr. 60712 (leg. K. H. Spieth). – x1.

Fig. 2. *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann. Unter-Callovium, Zapiga, Nord-Chile, leg. A. Kossler, TU Berlin, Nr. 150995/6. – a: Ventralansicht, b, c: Lateralansichten. – x1.

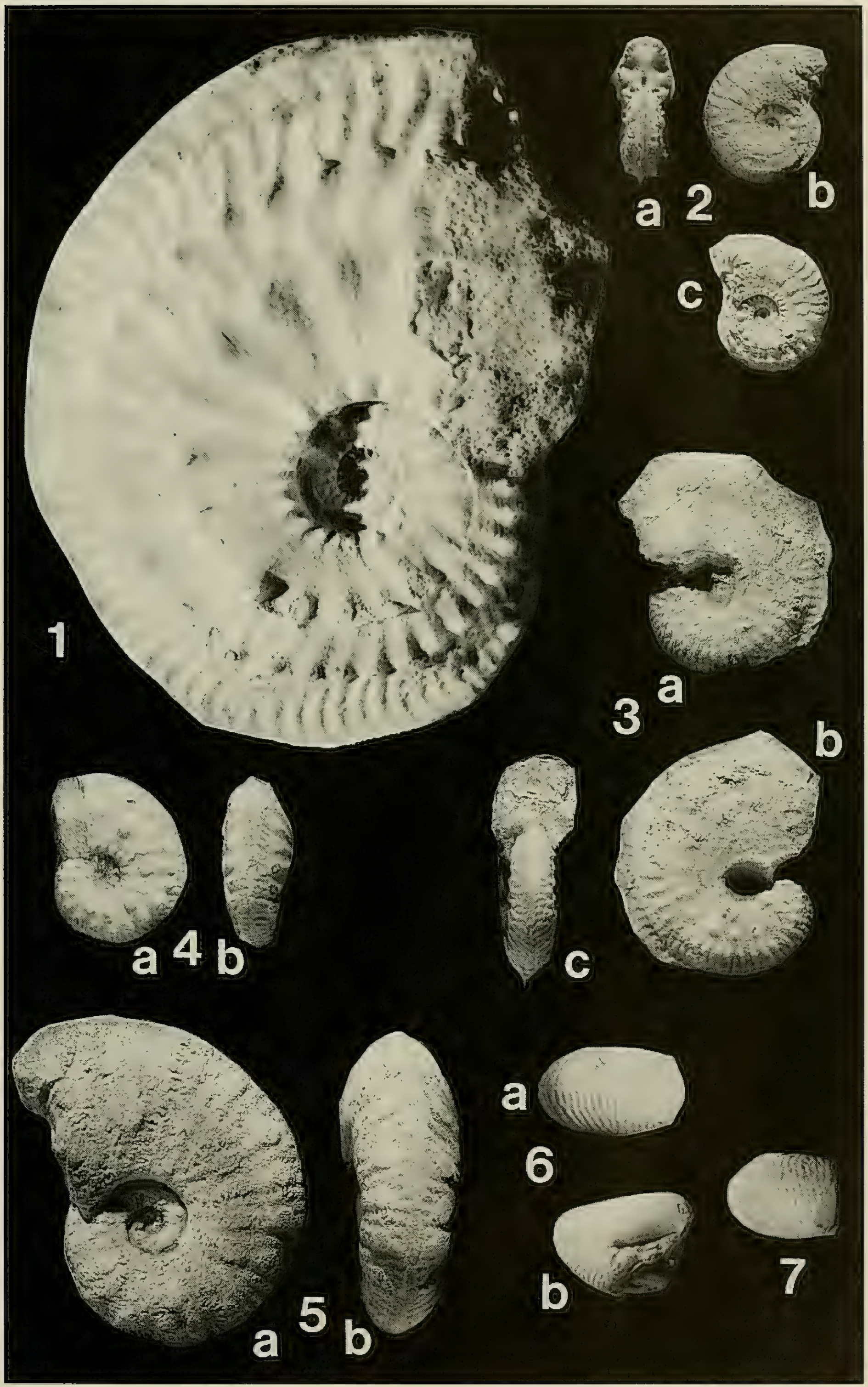
Fig. 3. *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann. Unter-Callovium, Herveyi-Zone, Keppleri-Subzone, *quenstedti*-Horizont, Macrocephalen-Oolith, Bopfingen, Straße nach Kirchheim. SMNS Inv.-Nr. 28688 (leg. M. Kapitzke). – a, c: Lateralansichten, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 4. *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann. Unter-Callovium, Caracoles, N-Chile, Coll. A. v. Hillebrandt, Berlin, o. Nr. (leg. J. Corvalán). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 5. *Phlycticeras fuerstenbergi* n. sp., Holotypus. Unter-Callovium, Koenigi-Zone, *subcostarius*-Horizont, Gutmadingen. FFSD Inv.-Nr. Pz. 2109.2. – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 6. *Oecoptychius globosus* nom. nov., Lectotypus. Orig. zu Quenstedt 1858, Taf. 69, Fig. 27. Unter-Callovium, Koenigi-Zone, *subcostarius*-Horizont, Ornaten-Oolith („Geisinger Oolith"), Gutmadingen. SMNS Inv.-Nr. 27783. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – x1.

Fig. 7. *Oecoptychius globosus* nom. nov., Orig. zu Quenstedt 1886, Taf. 86, Fig. 51. Unter-Callovium, Koenigi-Zone, *subcostarius*-Horizont, Ornaten-Oolith („Geisinger Oolith"), Gutmadingen. SMNS Inv.-Nr. 28470. – x1.

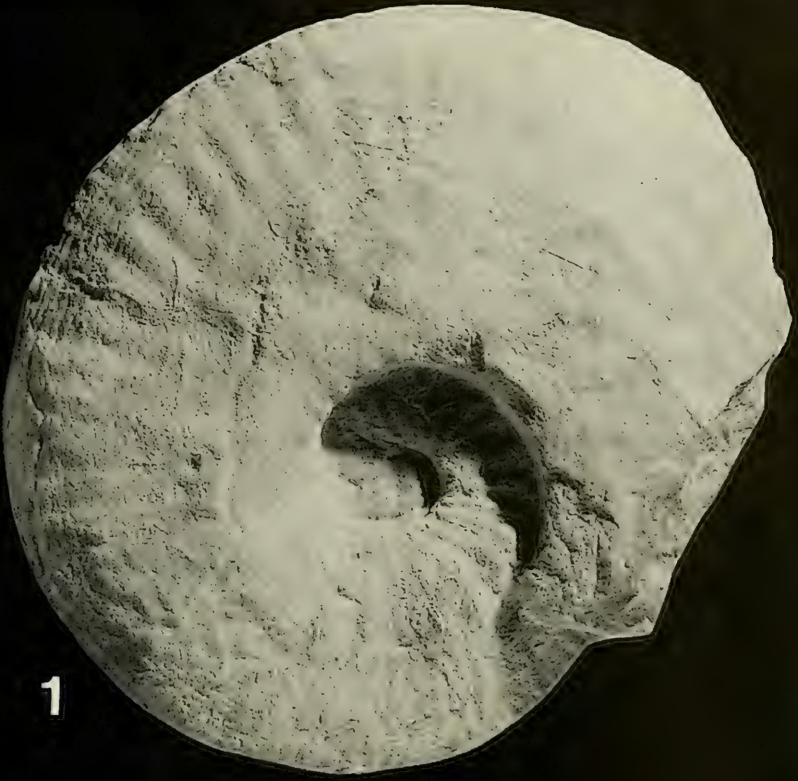

1
a 2 b
c
3 a
b
a 4 b
c
a 5 b
a
6
b
7

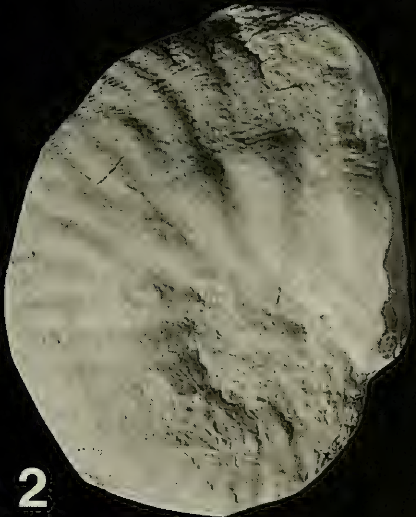
Tafel 5

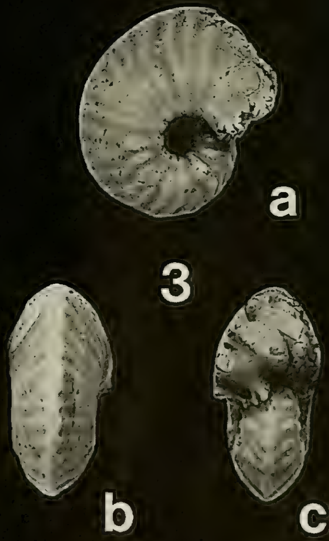
Fig. 1. *Phlycticeras polygonium* (Zieten). Mittel-Callovium, Jason-Zone, vermutlich Medea-Subzone, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63510 (leg. E. Bernt). – x0,5.

Fig. 2. *Phlycticeras polygonium* (Zieten). Mittel-Callovium, Jason-Zone, Medea-Subzone, Horizon à *Medea*, Pamproux, Stbr. Moulin à vent (Poitou, W-Frankreich). BSPM Inv.-Nr. 1988 J 60 (leg. M. Duchstein). – x1.

Fig. 3. *Phlycticeras polygonium* (Zieten), Holotypus. Mittel-Callovium, Jason-Zone, Ornatenton-Formation, Gammelshausen. British Museum Nat. Hist., Inv.-Nr. 39699 (Coll. Bruckmann, erworben 1858). – a: Lateralansicht, b, c: Ventralansichten. – x1.


1


2


3

Tafel 6

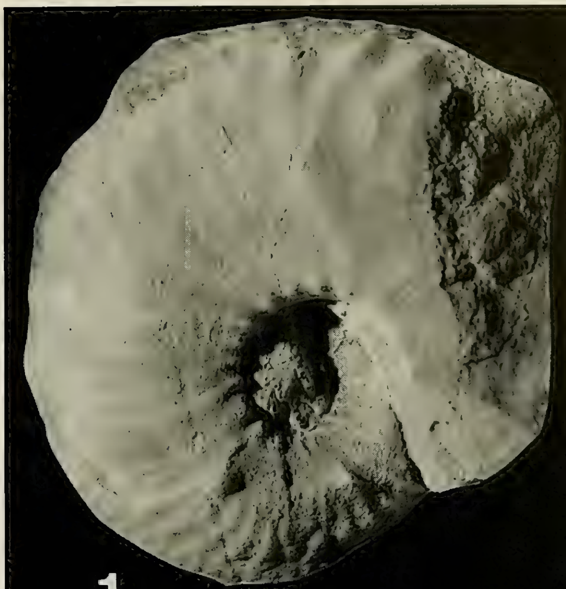
Fig. 1. Übergangsform zwischen *Phlycticeras mexicanum* Sandoval & Westermann und *Phlycticeras fuerstenbergi* n. sp. Unter-Callovium, Gracilis-Zone, Horizon à *Tyranna/Pictava* (= frühe Koenigi-Zone), Naves/Ardèche. SMNS Inv.-Nr. 63450 (leg. C. Bock). – x1.

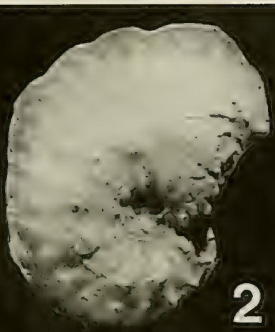
Fig. 2. *Phlycticeras polygonium* (Zieten). Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63453/3 (Grabung Museum 1988/89). – x2.

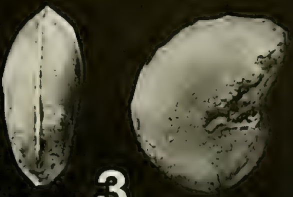
Fig. 3. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *laevigatum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63453/4 (Grabung Museum 1988/89). Ventral- und Lateralansicht. – x1.

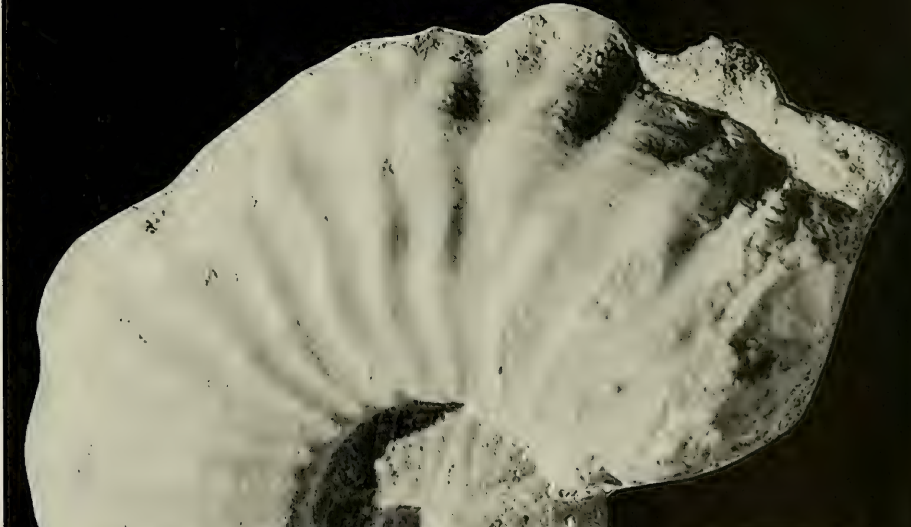
Fig. 4. *Phlycticeras polygonium* (Zieten). Mittel-Callovium, Jason-Zone, Pas-de-Jeu, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63451/1 (leg. H. Grüninger). – x1.

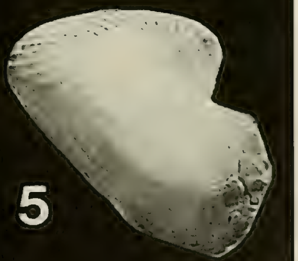
Fig. 5. *Oecoptychius refractus* (Reinecke) mit Spiralstreifung auf Schalenresten der Wohnkammer. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63458/9 (Grabung Museum 1988/89). – x2.


1


2


3


4


5

Tafel 7

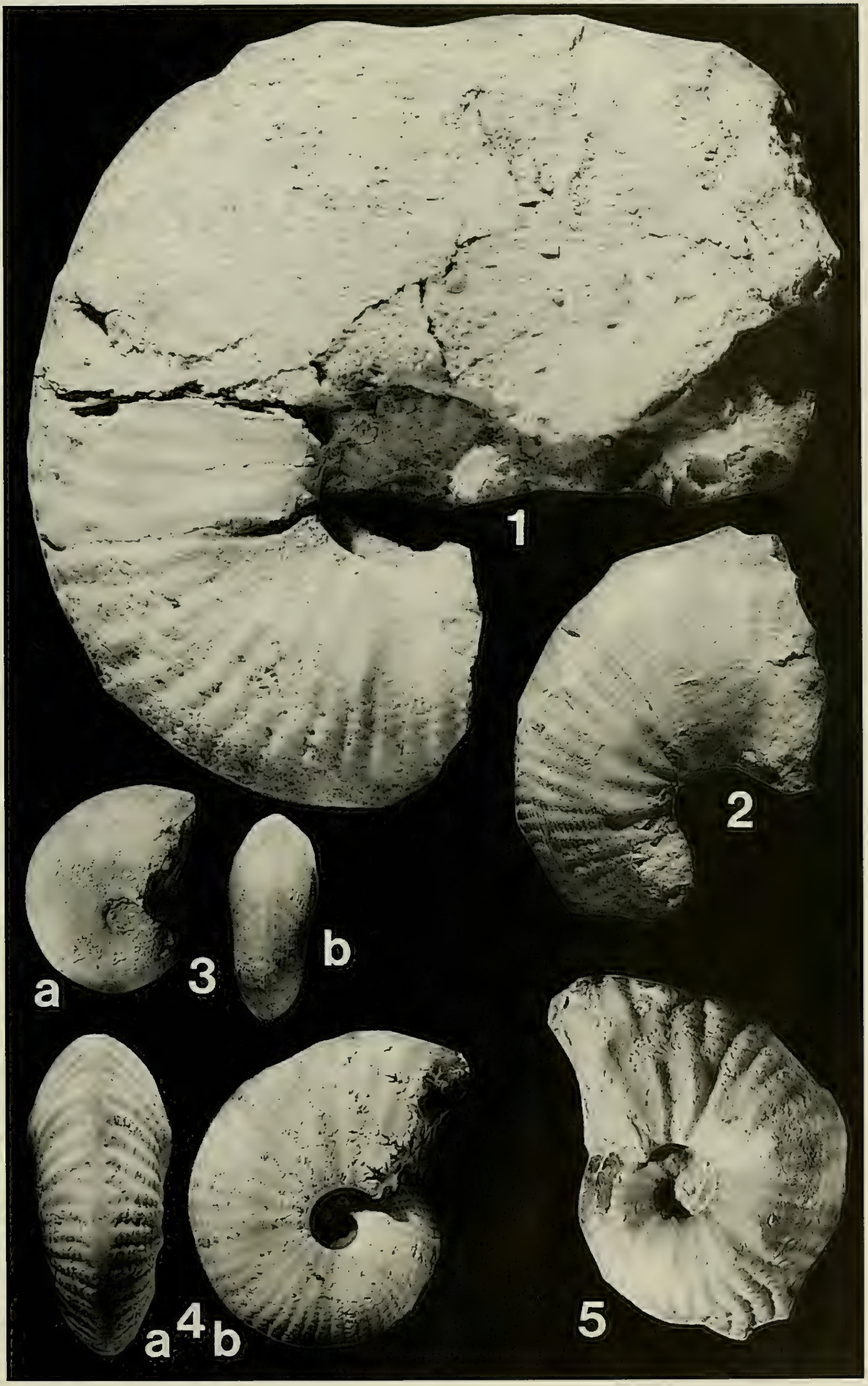
Fig. 1. *Phlycticeras polygonium* (Zieten). Mittel-Callovium, Profil Villel (Prov. Teruel, Ostspanien), vgl. Hinkelbein 1975, Abb.1. SMNS Inv.-Nr. 63507 (leg. K. Hinkelbein). – x1.

Fig. 2. *Phlycticeras polygonium* (Zieten). 20–40 cm unter „Oberer Grenzoolith", Mittel-Callovium, Frías de Albarracín (Prov. Teruel, Ostspanien), SMNS Inv.-Nr. 63454 (leg. K. Hinkelbein). – x1.

Fig. 3. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *laevigatum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63453/2 (Grabung Museum 1988/89). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 4. *Phlycticeras polygonium* (Zieten), Orig. zu Quenstedt 1858, Taf. 69, Fig. 31. Mittel-Callovium, Jason-Zone, Ornatenton-Formation, Gammelshausen. SMNS Inv.-Nr. 27786. – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – x1.

Fig. 5. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont β, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63408/2 (Grabung Museum 1988/89). – x1.


1
2
a
3
b
a
4
b
5

Tafel 8

Fig. 1. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont β, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63408/1 (Grabung Museum 1988/89). – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – x1.

Fig. 2. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont β, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 62408/3 (Grabung Museum 1988/89). – x1.

Fig. 3. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63453/1 (Grabung Museum 1988/89). – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – x1.

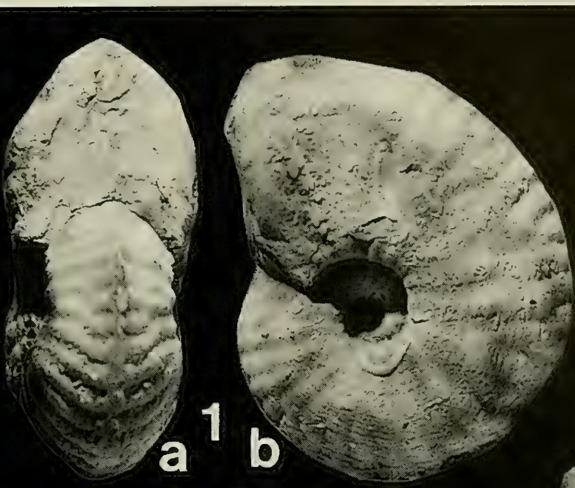
Fig. 4. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont β, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63408/9 (Grabung Museum 1988/89). – x1.

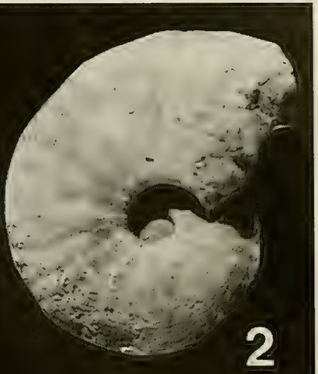
Fig. 5. *Oecoptychius refractus* (Reinecke). Mittel-Callovium, Jason- oder Coronatum-Zone, Arçay bei Loudun, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63461/1 (leg. F. Bemmerer). – x1.

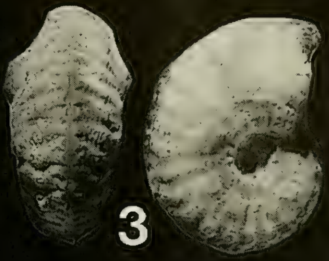
Fig. 6. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Mittel-Callovium, Jason-Zone, Pas-de-Jeu, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63452/3 (leg. H. Grüninger). – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – x1.

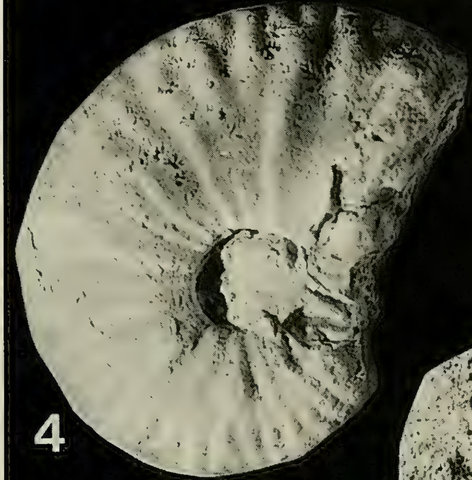
Fig. 7. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Ornatenton-Formation, Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle der A 8 bei Gruibingen (mittlere Schwäbische Alb), SMNS Inv.-Nr. 63453/2 (Grabung Museum 1988/89). – a: Ventralansicht, b: Lateralansicht. – x1.

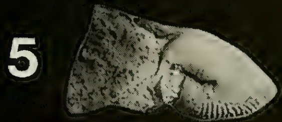
Fig. 8. *Phlycticeras polygonium* (Zieten) var. *nodosum* Quenstedt. Mittel-Callovium, Jason-Zone, Pas-de-Jeu, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63452/1 (leg. H. Grüninger). – x1.

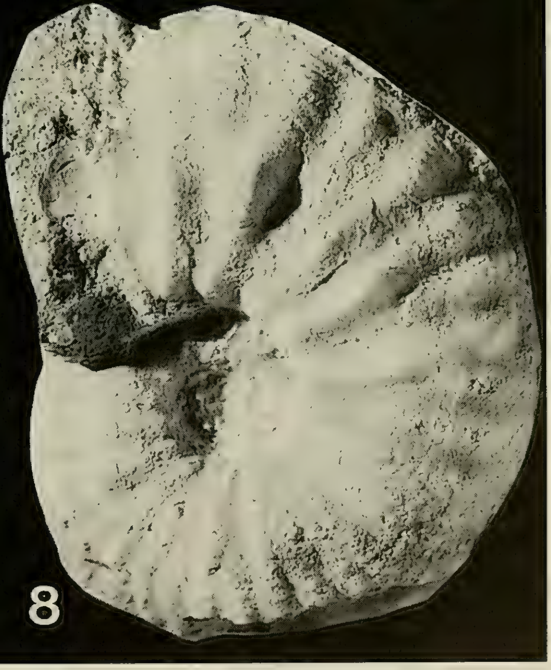

a 1 b

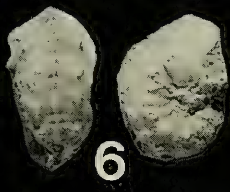

2

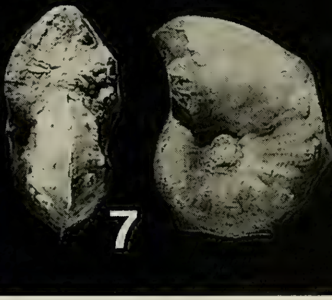

3


4


5


8


6


7

Tafel 9

Fig. 1. *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). Mittel-Callovium, Coronatum-Zone. Arçay bei Loudun, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63455/2 (leg. F. Bemmerer). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 2. *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke), Lectotypus. Mittel-Callovium, Coronatum-Zone, Goldschnecken-Ton, Ützing. Sammlung Naturkundemuseum Coburg (Nr. 1349/1, Coll. Reinecke). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x2.

Fig. 3. *Phlycticeras pustulatum* (Reinecke). Mittel-Callovium, Coronatum-Zone. Arçay bei Loudun, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63455/1 (leg. F. Bemmerer). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 4. *Oecoptychius refractus* (Reinecke). Mittel-Callovium, Jason-Zone, Laôn bei Thouars (Loire), W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63459/1 (leg. R. Bopp). – x1.

Fig. 5. *Oecoptychius refractus* (Reinecke). Mittel-Callovium, Jason-Zone, Ornatenton-Formation, Neidlingen, Erkenberg. SMNS Inv.-Nr. 63462 (leg. F. Bemmerer). – x1.

Fig. 6. *Oecoptychius refractus* (Reinecke). Mittel-Callovium, Jason-Zone, *jason*-Horizont α, Autobahnbaustelle am Albaufstieg bei Gruibingen. SMNS Inv.-Nr. 63458/1 (Grabung Museum 1988/89). – x1.

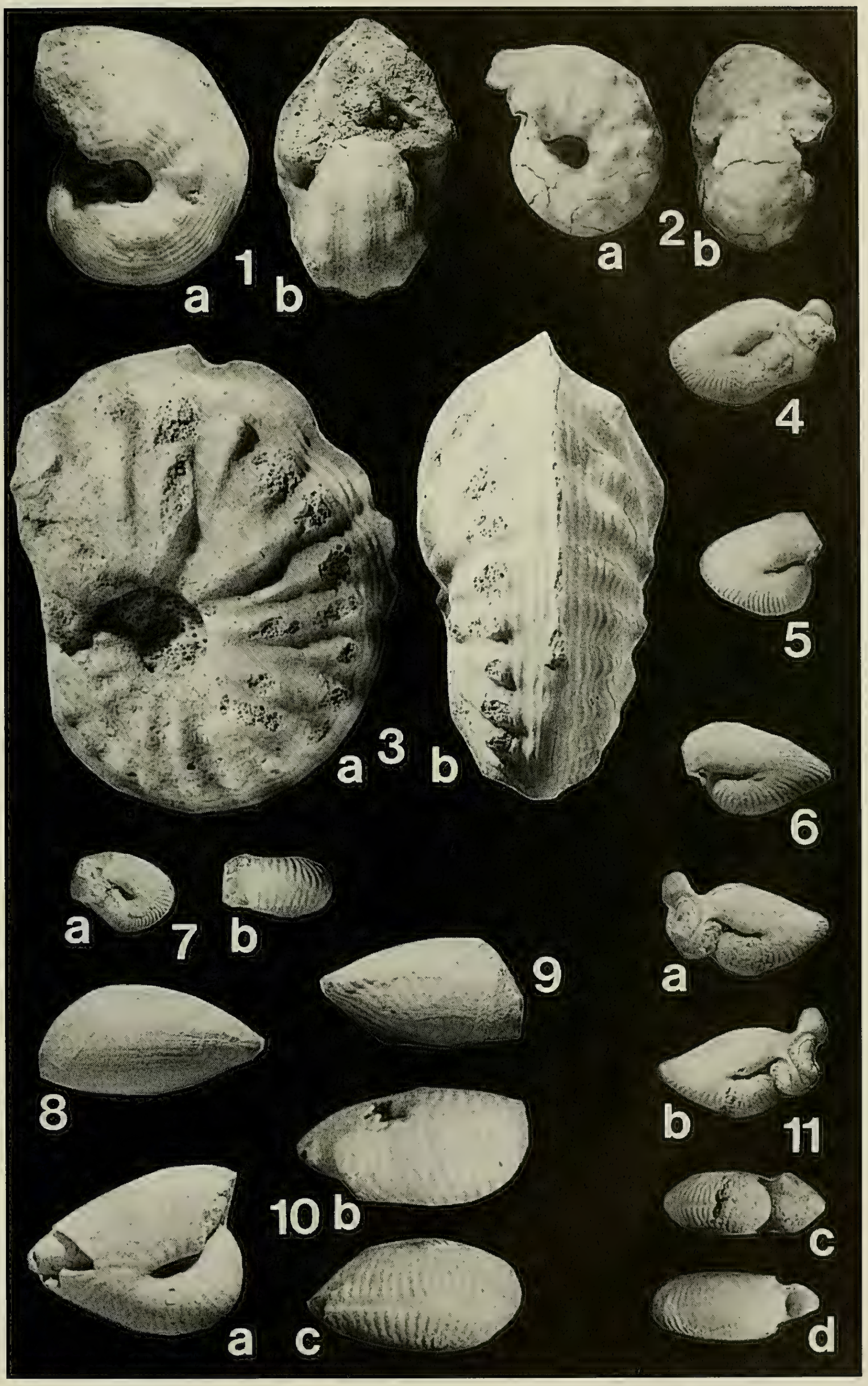
Fig. 7 *Oecoptychius refractus* (Reinecke), besonders kleines Individuum. Mittel-Callovium, Coronatum-Zone, Arçay bei Loudun, Poitou, W-Frankreich. SMNS Inv.-Nr. 63460/1 (leg. F. Bemmerer). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x1.

Fig. 8. *Oecoptychius refractus* (Reinecke) mit Spiralstreifung auf Resten der Schale. Mittel-Callovium, Jason-Zone, Ornatenton-Formation, Neidlingen, Erkenberg. SMNS Inv.-Nr. 63457/1 (leg. G. Dietl). – x2.

Fig. 9. *Oecoptychius refractus* (Reinecke) mit Spiralstreifung auf Schalenresten der Wohnkammer. Mittel-Callovium, Jason-Zone, Ornatenton-Formation, Neidlingen, Erkenberg. SMNS Inv.-Nr. 63456/1 (leg. R. Mundlos). – x2.

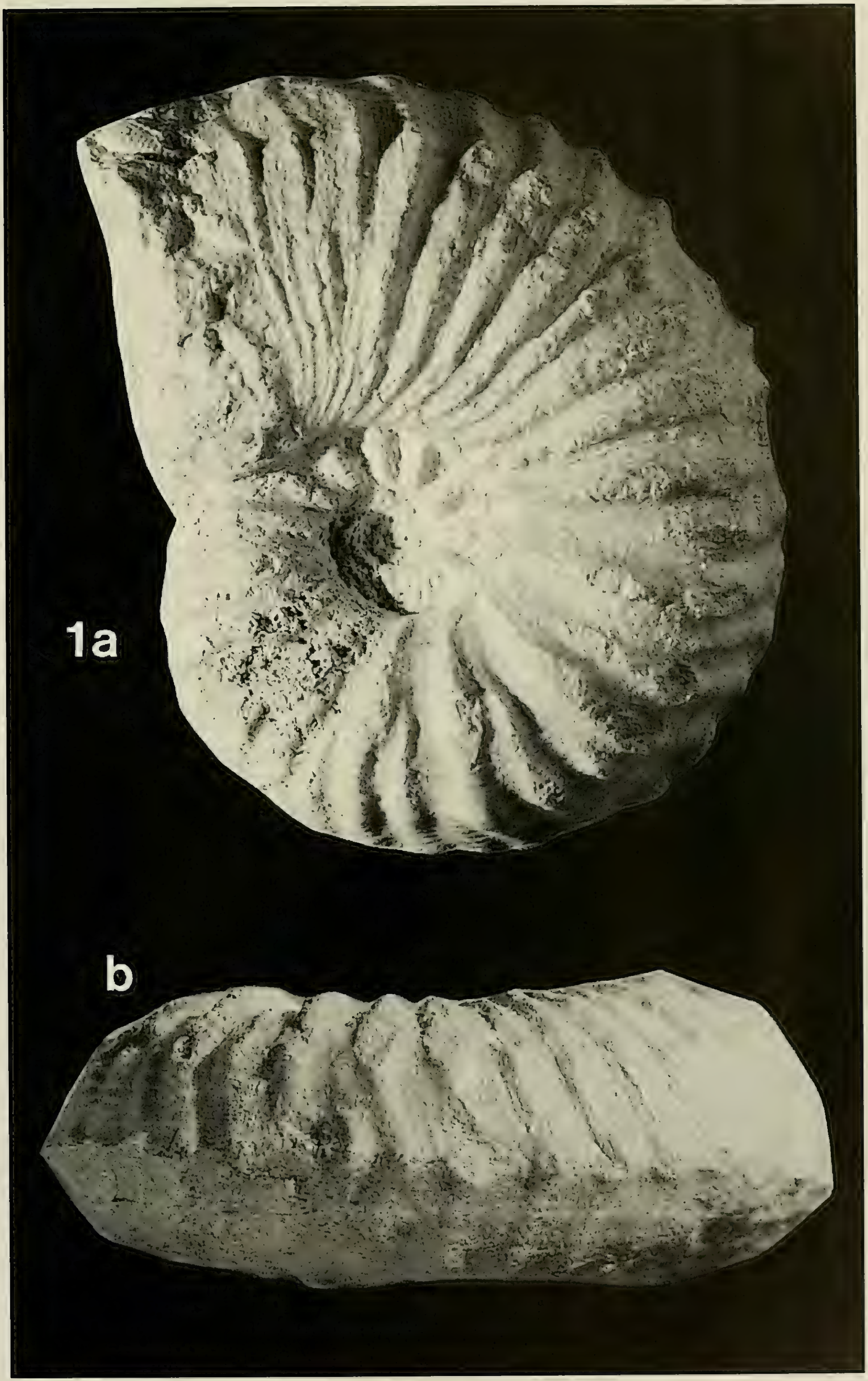
Fig. 10. *Oecoptychius refractus* (Reinecke), Lectotypus. Mittel-Callovium, Coronatum-Zone, Goldschnecken-Tone, östliche Frankenalb. Sammlung Naturkundemuseum Coburg (Nr. 52/1, Coll. Reinecke). – a: Lateralansicht, b, c: Ventralansichten. – x2.

Fig. 11. *Oecoptychius refractus* (Reinecke). Mittel-Callovium, Coronatum-Zone, Vienne, (Poitou, W-Frankreich). BSPM Inv.-Nr. 1989 J 37. – a, b: Lateralansichten, c, d: Ventralansichten. – x1.


a 1 b
a 2 b
a 3 b
4
5
6
a 7 b
8
9
10 b
a c
a
b 11
c
d

Tafel 10

Fig. 1. *Phlycticeras waageni* Buckman. Ober-Callovium, Athleta-Zone, Trezeense-Subzone. Montreuil-Bellay, W-Frankreich. – Abguß des SMNS, Original: Université de Poitiers Inv.-Nr. MBe 8324 (Coll. Charreau). – a: Lateralansicht, b: Ventralansicht. – x0,75.


1a
b

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

5937
NH

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

SMITHSONIAN
MAR 22 199
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 270	47 pp., 34 figs.	Stuttgart, 20. 12. 1998

A revision of the fossil dragonfly genus *Urogomphus*, with description of a new species (Insecta: Odonata: Pananisoptera: Aeschnidiidae)

By Günter Bechly, Tübingen

With 34 Figures

Summary

The dragonfly genus *Urogomphus* from the Upper Jurassic of Germany is revised and its position in Aeschnidiidae is confirmed. *Urogomphus giganteus* and *U. eximius* are redescribed, and a lectotype for *U. eximius* is designated. *Lithoaeschnidium viohli* is considered as a synonym of *U. eximius*. A new species *Urogomphus nusplingensis* n. sp. is described from the Upper Jurassic Lithographic Limestone of Nusplingen, while the 20 other known specimens of this genus have been found in the Solnhofen Lithographic Limestone. *Urogomphus abscissus* is considered as conspecific with *Bergeriaeschnidia inexpectata*, and the holotype of the latter species is designated as neotype of *U. abscissus*, so that its valid name is now *Bergeriaeschnidia abscissa* comb. nov. The phylogenetic position of *Urogomphus* and Aeschnidiidae is discussed, a new taxon Neoanisoptera is introduced, and an explanation for the extinction of Aeschnidiidae is proposed.

Zusammenfassung

Die Libellengattung *Urogomphus* aus dem Oberjura Deutschlands wird revidiert und deren Zugehörigkeit zu den Aeschnidiidae bestätigt. *Urogomphus giganteus* und *U. eximius* werden wiederbeschrieben und ein Lectotypus für *U. eximius* festgelegt. *Lithoaeschnidium viohli* wird als Synonym von *U. eximius* angesehen. Eine neue Art, *Urogomphus nusplingensis* n. sp., wird aus den oberjurassischen Nusplinger Plattenkalken beschrieben, während die 20 übrigen bekannten Exemplare dieser Gattung in den Solnhofener Plattenkalken gefunden wurden. *Urogomphus abscissus* wird als artgleich mit *Bergeriaeschnidia inexpectata* angesehen, und der Holotypus dieser Art wird als Neotypus von *U. abscissus* festgelegt, so daß der gültige Name nun *Bergeriaeschnidia abscissa* comb. nov. ist. Die phylogenetische Stellung von *Urogomphus* und der Aeschnidiidae wird diskutiert, ein neues Taxon Neoanisoptera wird eingeführt, und eine Erklärung zum Aussterben der Aeschnidiidae wird vorgeschlagen.

1. Introduction

The specimens of the genus *Urogomphus* belong to the most famous and largest (besides *Isophlebia* and *Aeschnogomphus*) fossil dragonflies from the Solnhofen

Limestone. Since they are relatively rare (only 20 specimens are known to me), and are generally poorly preserved, they also belonged to the least known dragonflies from this locality.

In their large revision of Aeschnidiidae, NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993) remarked that next to nothing is known about the three species of the genus *Urogomphus*, including the type species *U. giganteus*, and that this genus therefore has to be regarded as a nomen dubium within Aeschnidiidae incertae sedis. The authors therefore suggested that the genus *Urogomphus* should not be used for the description of further new species.

With the present revision, *Urogomphus* may now be regarded as one of the best known genera of Aeschnidiidae. The new species described from Nusplingen Limestone is based on the first specimen of this genus that was not found in Solnhofen Limestone, and represents the oldest known member of Aeschnidiidae.

2. Material and methods

The results of this revision are based on my examination of 17 specimens of the genus *Urogomphus* in the collections of SMNS (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, incl. coll. LUDWIG), GPIT (Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Univ. Tübingen), Jura-Museum (Eichstätt), BSPGM (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich), SMF (Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt a.M.), MNHB (Museum für Naturkunde, Berlin), MCZ (Museum of Comparative Zoology, Cambridge/Mass.), and private coll. KÜMPEL (Wuppertal), as well as on the published descriptions and figures, and an unpublished photo of FRICKHINGER (Emmering). I also studied 2 specimens of the genus *Bergeriaeschnidia* in the collection of Museum BERGÉR (Eichstätt) and coll. LEICH/Fossilium (Bochum), and a further specimen on the basis of an unpublished photo of FRICKHINGER (Emmering).

I could not find any specimens of the genus *Urogomphus* at "Bürgermeister Müller Museum" (Solnhofen), "Maxberg Museum" (Solnhofen), Museum BERGÉR (Eichstätt), coll. LEICH/Fossilium (Bochum), and in private coll. TISCHLINGER (Stammham). According to literature information, there seem to be no specimens at NHM (Naturhistorisches Museum, Vienna) and Teyler Museum (Haarlem) either.

The holotype of the new species *U. nusplingensis* n. sp. described in this publication is deposited in the collection of the Staatl. Museum f. Naturkunde (SMNS) in Stuttgart. A few of the figured specimens (originals), but no types, are located in the mentioned private collections.

All drawings were made with camera lucida, and all photos were made with a 35 mm SLR camera and macro lens. The nomenclature of the dragonfly wing venation is based on the interpretations of RIEK (1976) and RIEK & KUKALOVÁ-PECK (1984), amended by KUKALOVÁ-PECK (1991), NEL et al. (1993), NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993), and BECHLY (1995, 1996). The higher classification is based on the new phylogenetic system of fossil and extant odonates of BECHLY (1996, 1997). The systematic analysis is based on the principles of consequent Phylogenetic Systematics (sensu HENNIG 1966, 1969) rather than numerical cladism (also called "computer cladistics") which unfortunately still is mainstream, although it has more in common with phenetics than with genuine Hennigian methods (for the referring arguments see WÄGELE 1994, BORUCKI 1996, and BECHLY 1997). The assignment of formal categorial ranks has been omitted as far as possible because they are more or less arbitrary and superfluous (WILLMANN 1989).

3. Systematic Palaeontology

Class Insecta LINNAEUS, 1758 (= Hexapoda LATREILLE, 1825)
Pterygota BRAUER, 1885
Order Odonata FABRICIUS, 1793

Pananisoptera BECHLY, 1996
Family Aeschnidiidae HANDLIRSCH, 1906
(= Sonidae PRITYKINA, 1986; = Nothomacromiidae CARLE, 1995)

Genus *Urogomphus* HANDLIRSCH, 1906

Type species: *Urogomphus giganteus* (MÜNSTER in GERMAR, 1839), by subsequent designation of COWLEY (1934).

New diagnosis. – This genus shows all autapomorphies of Aeschnidiidae (see below). It can be distinguished from the other aeschnidiid genera by the following combination of characters: Anal margin of hindwing straight and parallel to body axis, and with a sharp rectangular curvature towards the posterior wing margin (autapomorphy); costal margin and posterior wing margin rather straight, so that the hindwing has the shape of an elongate triangle (autapomorphy); pterostigma well-defined (plesiomorphy), but short and in a basal position, with an oblique basal side and a more transverse distal side; pterostigmal brace well-defined (plesiomorphy), very oblique, and either aligned with the basal side of pterostigma, or slightly displaced distally; discoidal triangles transverse, but not extremely narrow (plesiomorphy), and with two "vertical" rows of cells (plesiomorphy); RP and MA not fused at arculus, but originating from the same place on RA (plesiomorphy; the drawings in NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS 1993, showing a different character state, are clearly incorrect); CuAa of hindwing with two or three well-defined distal posterior branches; wing venation dense, but not as dense as in most other aeschnidiid genera (e.g. *Aeschnidium*) (plesiomorphy); large size (wing length 68–94 mm).

Like in other Aeschnidiidae, the compound eyes are widely separated and the abdomen is relatively short (distinctly shorter than the wings). The female abdomen is very broad, equilateral, and has a strongly elongated ovipositor. The male abdomen is more slender, somewhat dilated distally, and the anal appendages seem to be very short.

Phylogenetic position. – Most authors classified *Urogomphus* within Aeschnidiidae (e.g. HANDLIRSCH 1906–1908, CARPENTER 1932, FRASER 1957, ROHDENDORF et al. 1962, HENNIG 1969, MALZ & SCHRÖDER 1979, NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS 1993), but CARPENTER (1992) and BRIDGES (1994) recently regarded this genus as too poorly known to permit assignment to a family within Anisoptera. However, according to this revision, there can be no longer any doubt about the aeschnidiid affinities of this genus, since it shares all important autapomorphies of Aeschnidiidae (see below).

Several plesiomorphies (relatively open cross-venation, well-defined pterostigma with strong and oblique brace vein, and relatively broad and straight discoidal triangles) indicate that *Urogomphus* is the most basal representative of Aeschnidiidae, as already suggested by Schlüter & Hartung (1982). However, the statement by Schlüter & Hartung (1982) that the distal side (MAb) of the discoidal triangle is primitively convex-curved is clearly incorrect, since it is mostly weakly concave-curved or rather straight, but only very rarely convex-curved in *Urogomphus*.

Urogomphus is certainly not closely related to the giant aeschnidiid *Gigantoaeschnidium ibericum* (nomen correct. pro *G. ibericus* Nel & Martínez-Delclòs, 1993) from the Lower Cretaceous of Spain, since the latter species shares derived character states (more dense cross-venation, reduced pterostigmal brace, and narrower and more oblique discoidal triangle) with some other "higher" Aeschnidiidae.

The autapomorphies of *Urogomphus*, mentioned in the diagnosis, are clearly absent in *Aeschnidium densum*. Therefore, the attribution of the latter genus and species to the genus *Urogomphus* by Carpenter (1932: 108) has to be regarded as unwarranted. The similarities between *Aeschnidium densum* and *Urogomphus giganteus* are all derived groundplan characters (autapomorphies) of Aeschnidiidae, thus symplesiomorphies for the two mentioned species.

Urogomphus giganteus (Münster in Germar, 1839)

Figs 1–14

*1839 *Aeschna gigantea* Münst. – Münster in Germar, p. 216, pl. 23, fig. 14, non fig. 13, 14a.
1848 *Anax giganteus*. – Hagen, p. 10.
1862 *Petalura gigantea*. – Hagen, p. 107.
1862 *Anax giganteus*. – Hagen, p. 142.
1862 *Petalura latialata*. – Hagen, p. 107.
1886 *Estemoa gigantea*. – Deichmüller, p. 35, pl. 3, fig. 1–3.
1890 *Aeschnidium giganteum*. – Kirby, p. 165.
1898 *Estemoa gigantea* Deichmüller. – Meunier, pp. 120–121.
1906 *Urogomphus giganteus* Germar. – Handlirsch, p. 595, pl. 47, fig. 18 (after Deichmüller's figure).
1932 *Urogomphus giganteus* (Germar). – Carpenter, pp. 107–109, fig. 4.
1934 *Urogomphus* Handlirsch, 1906 … *Aeshna gigantea* Germar (1839). – Cowley, p. 253 (subsequent designation as type species of *Urogomphus*).
1979 *Urogomphus giganteus* (Germar 1839). – Malz & Schröder, p. 39, fig. 23.
1982 *Urogomphus giganteus* Handlirsch, 1908 [sic]. – Schlüter & Hartung, p. 301, fig. 3.
1985 *Urogomphus giganteus* Carpenter. – Frickhinger, p. 260 (below).
1992 "*Urogomphus* Handlirsch, 1906b, p. 594 [**Aeschna gigantea* Germar, 1839, p. 216; SD Cowley, 1934b, p. 253]". – Carpenter, p. 85.
1993 *Urogomphus giganteus* (Germar, 1839). – Nel & Martínez-Delclòs, pp. 54–56 (placed in Aeschnidiidae incertae sedis stat. nov.).
1994 *Palaeophlebia synlestoides* Brauer [sensu Frickhinger]. – Frickhinger, p. 138, fig. 255.
1994 *Urogomphus giganteus* (Germar) 1839. – Frickhinger, p. 138, fig. 263.
1996 *Urogomphus giganteus* (Germar, 1839). – Nel, Bechly & Martínez-Delclòs, p. 178.

Holotype: Specimen no. AS VII 791 in collection BSPGM, Munich.

Type locality: Eichstätt/Solnhofen, southern Frankonian Alb, Bavaria, Germany.

Type horizon: Upper Jurassic, Malm ζ 2b ("oberer Weißjura"), Lower Tithonian, Hybonotum-Zone, Solnhofen Lithographic Limestone.

Paratype: No paratype, since GERMAR's second specimen AS VII 795 (BSPGM) is indeed a male *Aeschnogomphus intermedius* (Petalurida) (NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS 1993).

Further material: Specimen no. 1951.21 at Jura-Museum, Eichstätt. Specimen no. 17593 at GPIT, Tübingen. Specimen MB.J. 1721 at Museum f. Naturkunde, Berlin. Specimens nos VI 98c, VI 98b1/b2, and VI 98a at Senckenberg Museum, Frankfurt. Specimen no. 6192 at MCZ, Cambridge/Mass. Specimens no. 3831 and nos 3829–3830 in coll. BAYET at Carnegie Museum, Pittsburgh (figured in CARPENTER 1932: fig. 4). The drawing of a complete pair of wings in SCHLÜTER & HARTUNG (1982: fig. 3) is not (!) based on an original drawing from a new specimen, but clearly is a combined redrawing from previous published figures, since the basal parts of the wings are absolutely identical with CARPENTER's figure (including the four posterior branches of CuAa in the hindwing). Specimen without number in coll. BECHLY (ex coll. LUDWIG) that will be acquired by SMNS, Stuttgart. Specimen without number in private coll. KÜMPEL, Wuppertal, and a specimen in private coll. KARIOPP (Regensburg). FRICKHINGER (1994: figs 255) provided a photo of a further complete specimen in coll. INTERFOSS (wing span 19 cm, probably female).The current location of the latter specimen is unknown. Two specimens labelled «*Urogomphus giganteus*» in exhibition of coll. LEICH at the Fossilium in Bochum, indeed are both specimens of *Aeschnogomphus intermedius* (Petalurida). MEUNIER (1898) mentioned five specimens in the Museum of Munich. These five specimens most likely represent the holotype of *U. giganteus* (AS VII 791 = no. 252 of MEUNIER), the misidentified specimen of *Aeschnogomphus* (AS VII 795 = no. 250 of MEUNIER ?), and HAGEN's three syntypes of *U. eximius* (nos 16, 17, and 18 = nos 251, 253, and 254 of MEUNIER ?). All these specimens are still present in this museum (BSPGM).

New diagnosis. – Nearly all known characters, except of size, are more or less identical with *U. eximius*. I here regard all specimens with a wing length above 80 mm as *U. giganteus*, although the minimum wing length of 81–85 mm is also very close to the maximum wing length of *U. eximius* (78 mm). However, the maximum wing length of 93–95 mm certainly excludes a conspecific status with small *U. eximius* specimens (wing length, 68 mm). Therefore, two distinct species of *Urogomphus* in the Solnhofen Limestone are certainly justified, even though they can only be distinguished by a very small gap of 3 mm between their size ranges.

A further distinction from *U. eximius* seems to be the number of rows of cells between ScP and costal margin in the antenodal area of the forewings: in *U. giganteus* there are four rows of cells between Ax1 and Ax2, and three rows of cells between Ax2 and nodus (visible in specimens SMF no. VI 98c and SMF no. VI 98b2), while in *U. eximius* there are only two rows of cells in these areas (visible in specimen BSPGM no. 17), just like in the hindwings of both species. Three rows of cells are also present in the costal part of the forewing antenodal area of *U. nusplingensis* n. sp. (also between Ax1 and Ax2), which could well represent a synapomorphy with *U. giganteus*.

Redescription

Holotype BSPGM no. AS VII 791 (Figs 1–2): A complete female dragonfly with poorly preserved wing venation that was regarded by NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993) as not showing any usable characters. This redescription proves that this statement is not quite true. Very important is the lucky circumstance that the pterostigmal brace vein is still visible in the hindwing, since its position and shape demonstrates the relationship of the holotype of *U. giganteus* (type species!) with the other better preserved specimens of the three species of this genus. Otherwise a congeneric status of these aeschnidiids would have been solely based on the common large size and the common origin from the Upper Jurassic of southern Germany.

Body: Length from head to end of abdomen (without ovipositor), 84 mm. Width

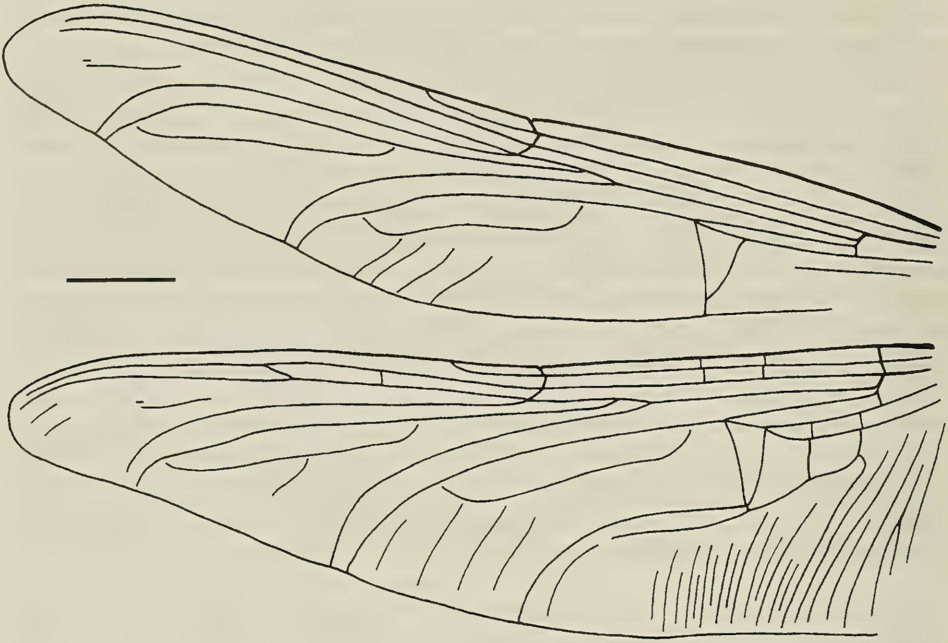


Fig. 1. *Urogomphus giganteus*, ♀ holotype BSPGM AS VII 791, left wings. Scale 10 mm.

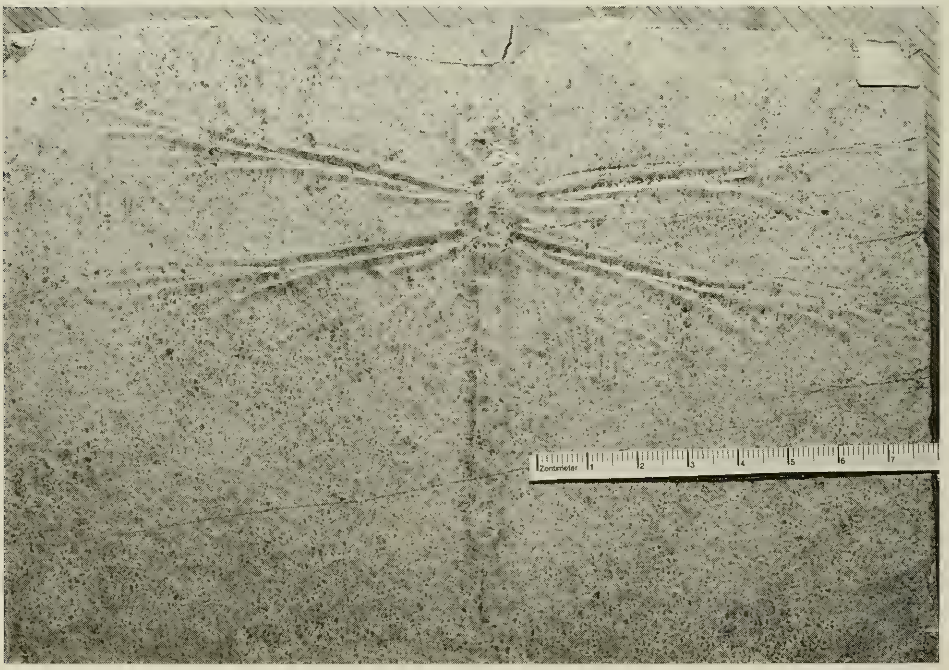


Fig. 2. *Urogomphus giganteus*, ♀ holotype BSPGM AS VII 791. Scale as indicated by rule.

of head, 11.8 mm. Compound eyes rather small and widely separated (min. distance, 4.2 mm). The abdomen is 60 mm long, broad (max. width, 5.9 mm), and has an ovipositor (length, 14 mm). Thus, it is a female specimen.

Forewing: Length, 91.8 mm; width at nodus, 18.7 mm; distance from base to arculus, 9.1 mm; from base to nodus, 42.1 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 46 % of wing length. Pterostigma not preserved. Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 10.8 mm) in basal postnodal area. Postnodal and antenodal crossveins, including two primary antenodal crossveins, not preserved. Arculus weakly defined and angled. First branching of RP (midfork) 9.3 mm basal of subnodus, and origin of IR2 6.3 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Oblique veins 'O' not preserved. Rspl well-defined, long (length about 23.9 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2; pseudo-IR1 not preserved. Area between RP3/4 and MA distally widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and long (length, 20.7 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin. Hypertriangle very long and narrow (length, 15.4 mm; max. width, 1.0 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 4.8 mm; of its basal side, 6.7 mm; of its distal side MAb, 7.3 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. MP, CuA and distal part of AA not preserved. Anal area incompletely preserved.

Hindwing: Length, 90.7 mm (not 85.3 mm as incorrectly stated by NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS 1993); max. width near wing base, 26.8 mm; width at nodus, 24.3 mm; distance from base to arculus, 8.6 mm; distance from base to nodus, 40.5 mm; from nodus to pterostigma, about 25.3 mm (indicated by the pterostigmal brace vein). Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 45 % of wing length. Pterostigma not preserved, but the clearly preserved pterostigmal brace vein proves that it was in a basal position, and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein. Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 8.6 mm) in basal postnodal area. Postnodal and antenodal crossveins hardly preserved. Ax1 aligned with arculus, but Ax2 not preserved. Arculus weakly defined and angled. First branching of RP (midfork) 11.4 mm basal of subnodus, and origin of IR2 8.4 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Oblique veins 'O' not preserved. Rspl well-defined, long (length, 23.9 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near posterior wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2. Area between RP3/4 and MA distally gently widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and long (length, 23.9 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 7.9 mm; width at posterior wing margin, 16.6 mm). Hypertriangle very long, but broader than in forewing (length, 14.6 mm; max. width, 1.6 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 3.6 mm; of its basal side, 7.5 mm; of its distal side MAb, 8.0 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel, but diverging near posterior wing margin. MP reaches posterior wing margin on level of nodus. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 11.1 mm. Anal area broad (max. width, probably about 20 mm) and fan-like with numerous posterior branches of AA, alternating with concave intercalaries (Aspls). Anal loop completely absent, but one pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle.

Specimen JME no. 1951.21. (Figs 3–4): A nearly complete but very poorly preserved female dragonfly (labelled «*Urogomphus giganteus*, Wintershof-Ost»).

Body: Length from head to end of abdomen (without ovipositor), about 84 mm. The abdomen is about 65 mm long and extended by an ovipositor (length, about 12–13 mm). Thus, it is a female specimen.

Forewing: Length, 94.5 mm. The wing venation is too incompletely preserved to be worth a detailed description, but the visible features completely agree with the holotype.

Hindwing: Length 93.5 mm; max. width near wing base, 26.4 mm; width at nodus, about 23.6 mm. Arculus and nodus not preserved. Pterostigma in a basal position, very short (max. length, 2.5 mm; max. width, 1.1 mm), and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma). Postnodal and antenodal crossveins not preserved. Oblique veins 'O' not preserved. Rspl well-defined, long (length, about 23.2 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near posterior wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, accompanied by a long basal convex secondary vein (primary IR1 ?). Area between RP3/4 and MA distally widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and very long (length, 32.1 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 7.9 mm; width at posterior wing margin, 17.8 mm). Hypertriangle only partly preserved. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 3.6 mm; of its basal side, 7.1 mm; of its distal side MAb, 7.7 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined and hypertrophied anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel, but gently diverging near posterior wing margin. CuAa with three well-defined distal posterior branches in both hindwings; CuAb reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl (only preserved in right hindwing). Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex

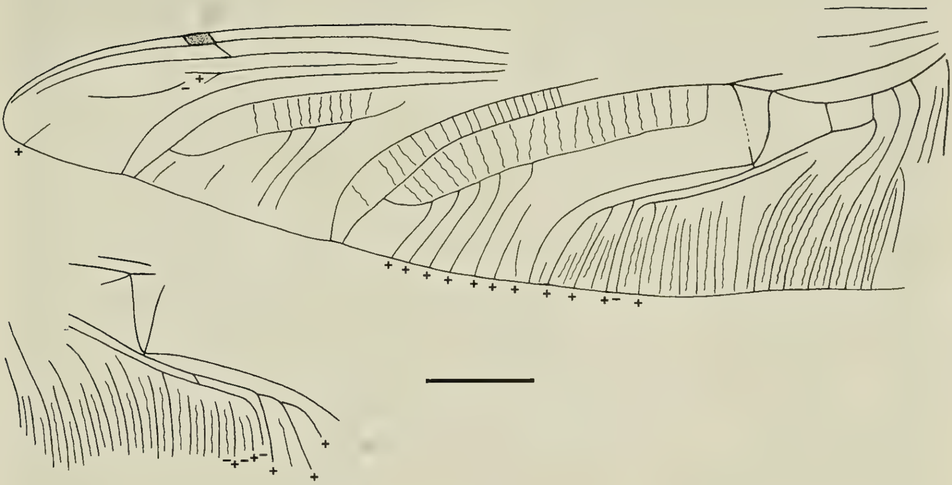


Fig. 3. *Urogomphus giganteus*, ♀ JME 1951.21, left hindwing and right hindwing base. Scale 10 mm.

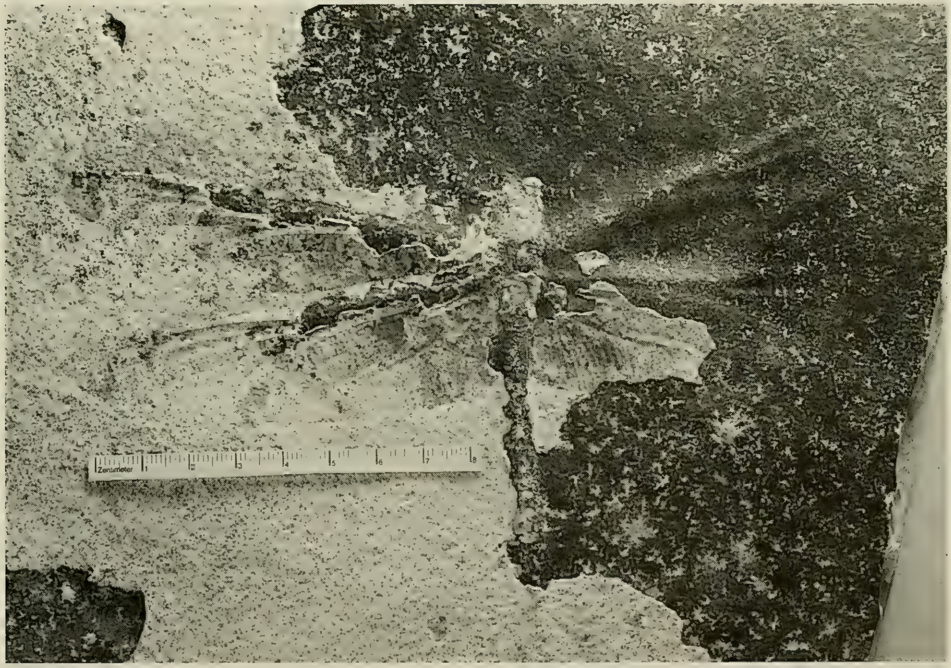


Fig. 4. *Urogomphus giganteus*, ♀ JME 1951.21. Scale as indicated by rule.

intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 11.4 mm. Anal area broad and fan-like with numerous posterior branches of AA, alternating with concave intercalaries (Aspls). Anal loop completely absent, but one pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle.

Specimen no. 17593, GPIT, Tübingen: A complete but poorly preserved female dragonfly (labelled «*Urogomphus eximius* HAGEN, Libelle, Malm zeta, Solnhofen» and «21 *Petalia* spc. Solnhofen»).

Body: Length from head to end of abdomen (without ovipositor), 92 mm. Width of abdomen, 6 mm. Length of ovipositor, 15 mm.

Forewing: Length, 90.0 mm.

Specimen no. MB.J. 1721: Plate and counterplate of two forewings (labelled «*Aeschnogomphus charpentieri* HAGEN, REDENBACHER'sche Sammlung, Solenhofen»), of which only one is complete (length, 83.0 mm).

Specimen SMF no. VI 98c (Figs 5–7): A photo of this very well-preserved specimen (labelled «*Urogomphus giganteus* GERM., Alte Slg., Solnhofen») was published by MALZ & SCHRÖDER (1979: fig. 23). It definitely shows the best-preserved wing venation of all known specimens! The apex of the forewing and the distal halves of the right fore- and hindwing are missing, but the left hindwing is complete and about 85 mm long. The left hindwing shows the following characters: area between RP1 and RP2 with a basal convex secondary vein (IR1 ?), and a distal curved concave secondary vein (apical supplement); pterostigma in a basal position (basal end 67 mm distal of wing base), short (3 mm), and with a very oblique brace vein that is aligned with its basal margin; CuAa with three distal branches (also in the right hindwing); only two rows of cells in the costal part of

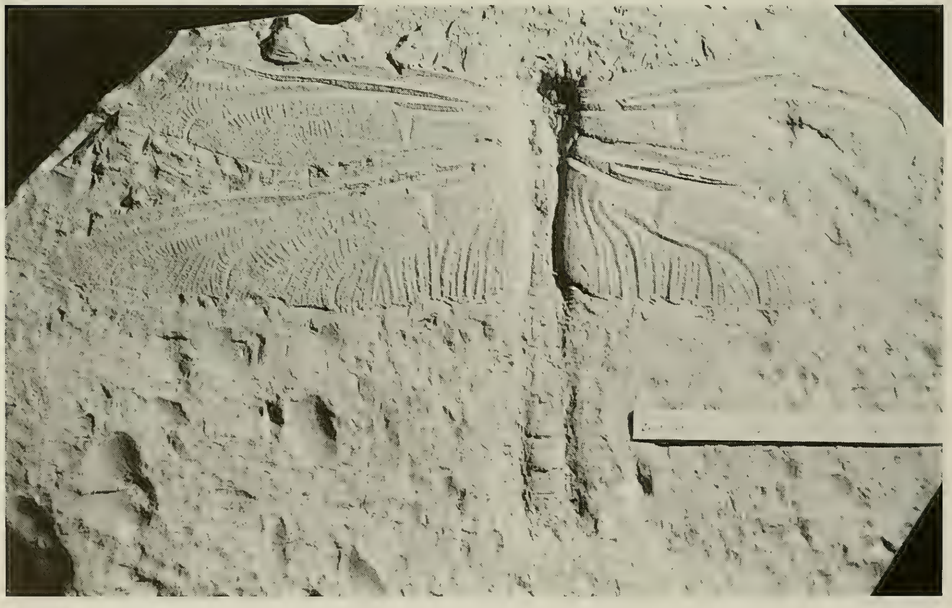


Fig. 5. *Urogomphus giganteus*, ♂ SMF VI 98c. Scale as indicated by rule.

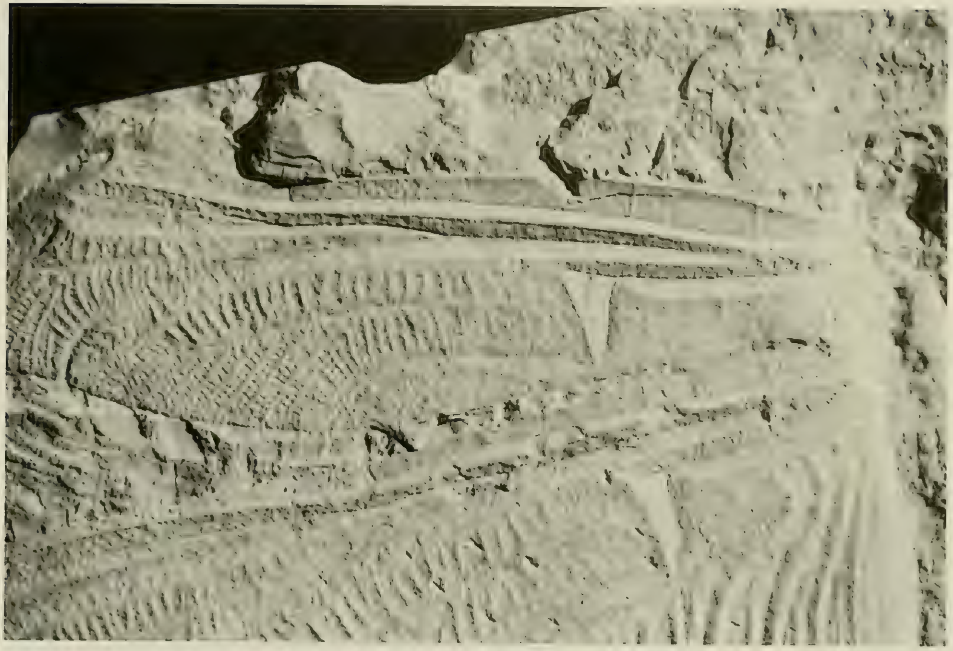


Fig. 6. *Urogomphus giganteus*, ♂ SMF VI 98c, left wings. Without scale.

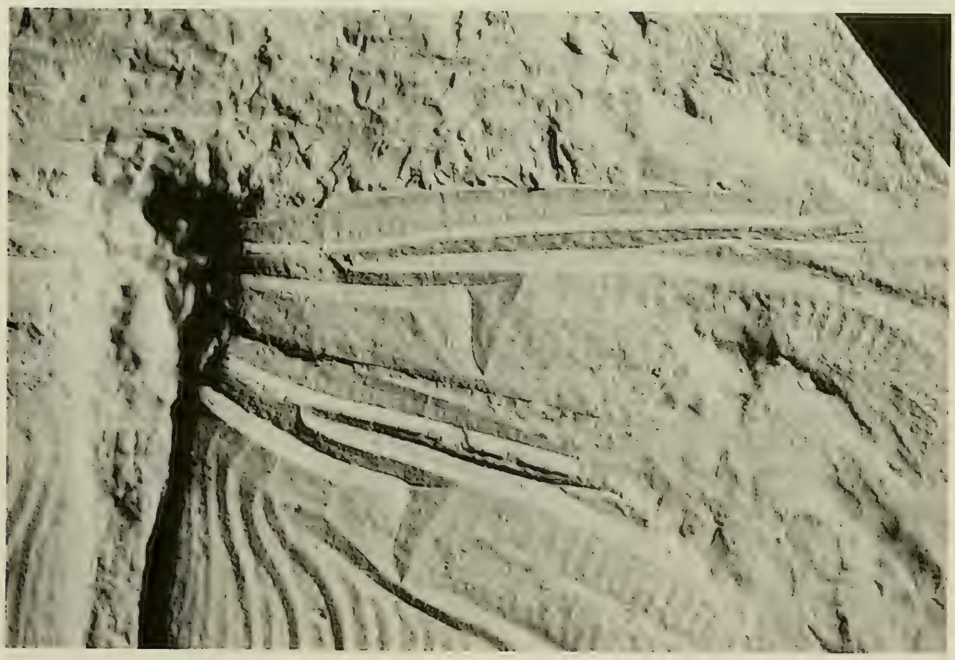


Fig. 7. *Urogomphus giganteus*, ♂ SMF VI 98c, right wings. Without scale.

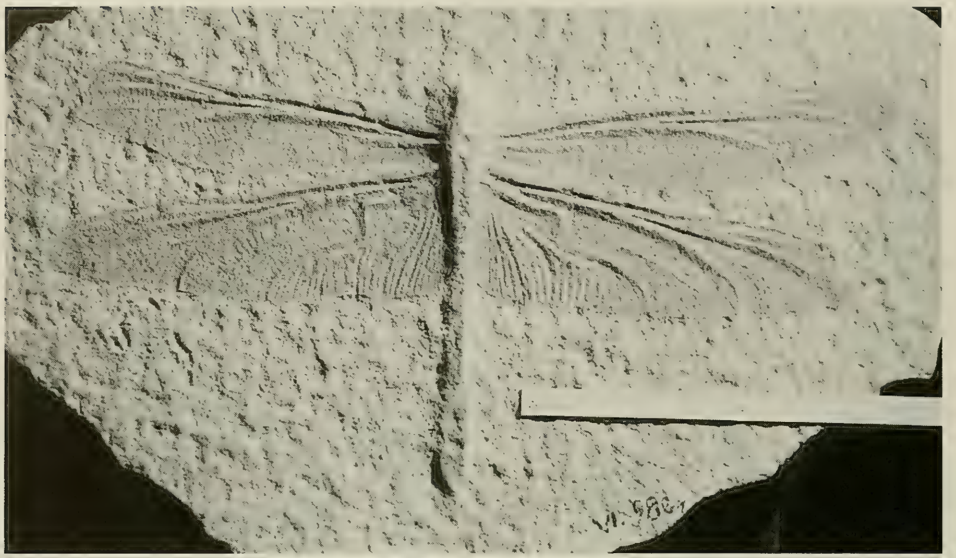


Fig. 8. *Urogomphus giganteus*, ♂ SMF VI 98b1. Scale as indicated by rule.

the antenodal area (also in the right hindwing). In both forewings there are four rows of cells in the costal part (between ScP and costal margin) of the antenodal area between Ax1 and Ax2, and three rows of cells between Ax2 and nodus. All other visible characters of the wing venation agree with the other specimens of *Urogomphus giganteus* described here. The body is relatively poorly preserved (length of thorax & abdomen, about 77 mm). The abdomen is about 67.2 mm long and distally broadened (max. width, 7 mm). There is no ovipositor visible, thus it is probably a male specimen.

Specimen SMF no. VI 98b1/b2 (Fig. 8): A photo of no. VI 98b1 was published by FRICKHINGER (1994: fig. 263). It is a plate and counterplate of a complete, but not very well-preserved specimen (labelled «*Urogomphus giganteus* GERMAR ♂, det. HANDLIRSCH»). The body is 77 mm long, and the abdomen is distally somewhat broadened (basal width, 3 mm; distal width, 5 mm). There is no ovipositor visible, thus it is probably a male specimen. The forewing is about 80–81 mm long, and the hindwing only about 79–80 mm long. The wing venation of the counterplate is better preserved and shows three to four rows of cells between ScP and costal margin in the antenodal area of the forewing, and only two rows in the same area of the hindwing.

Specimen SMF no. VI 98a (Fig. 9): An incomplete dragonfly (labelled «*Urogomphus giganteus* (GERM.), Prof. F. RICHTERS, 1900, det. HANDLIRSCH»). Head, thorax, both hindwings, and a part of the abdomen are preserved. The forewings and legs, and the distal part of the abdomen are missing. Both hindwings are folded to the left side of the fossil. The left hindwing is 81 mm long (the right hindwing appears to be shorter, only 78 mm long, but this is obviously due to its folding on the left side); the wing venation is poorly preserved, but shows the typical features of Aeschnidiidae (transverse triangle, etc.).

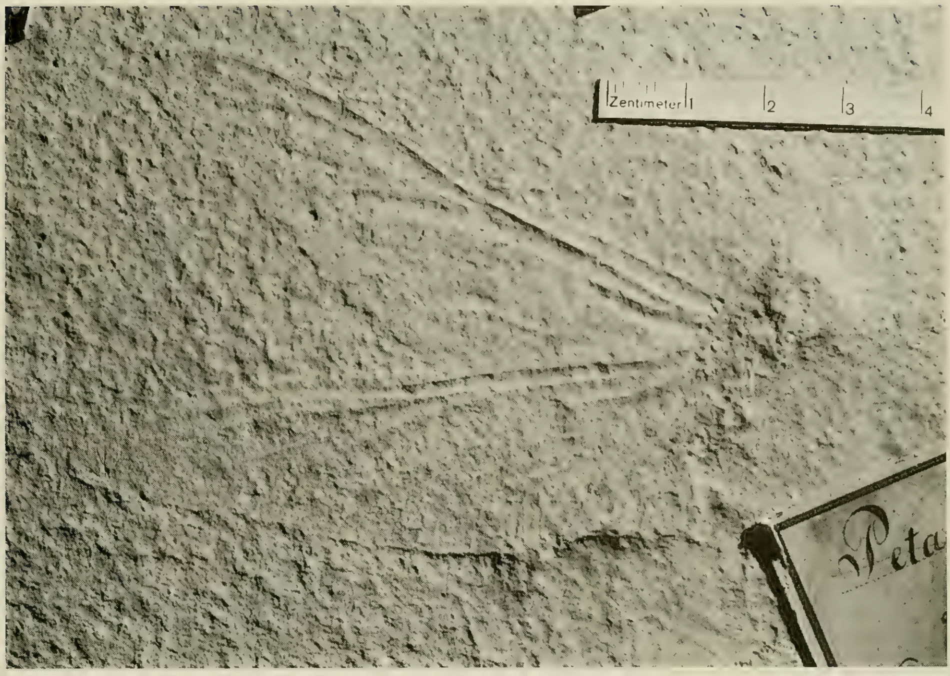


Fig. 9. *Urogomphus giganteus*, SMF VI 98a. Scale as indicated by rule.

Specimen MCZ no. 6192 (Figs 10–12): An incomplete dragonfly (labelled «*Urogomphus giganteus* Solnhofen») with rather well-preserved wing venation. The head, legs, distal halves of the left pair of wings, and the antero-distal part of the right forewing are missing. The abdomen is preserved, but does not show any details. Since it is rather slender, distally somewhat broadened, and does not have an ovipositor, it most likely is a male specimen.

Hindwing: Length, 83.5 mm; max. width near wing base, 26.4 mm; width at nodus, 22.5 mm; distance from base to arculus, 6.5 mm; from base to nodus, 37.6 mm; from nodus to pterostigma, 27.5 mm; from pterostigma to apex, 13.5 mm. Nodus of

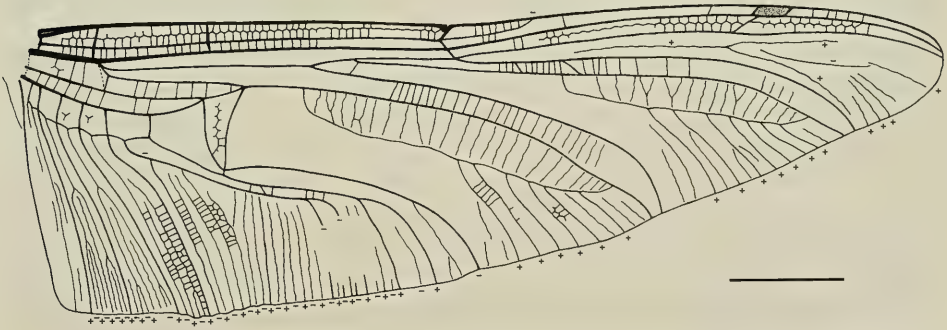


Fig. 10. *Urogomphus giganteus*, ♂ MCZ 6192, right hindwing. Scale 10 mm.

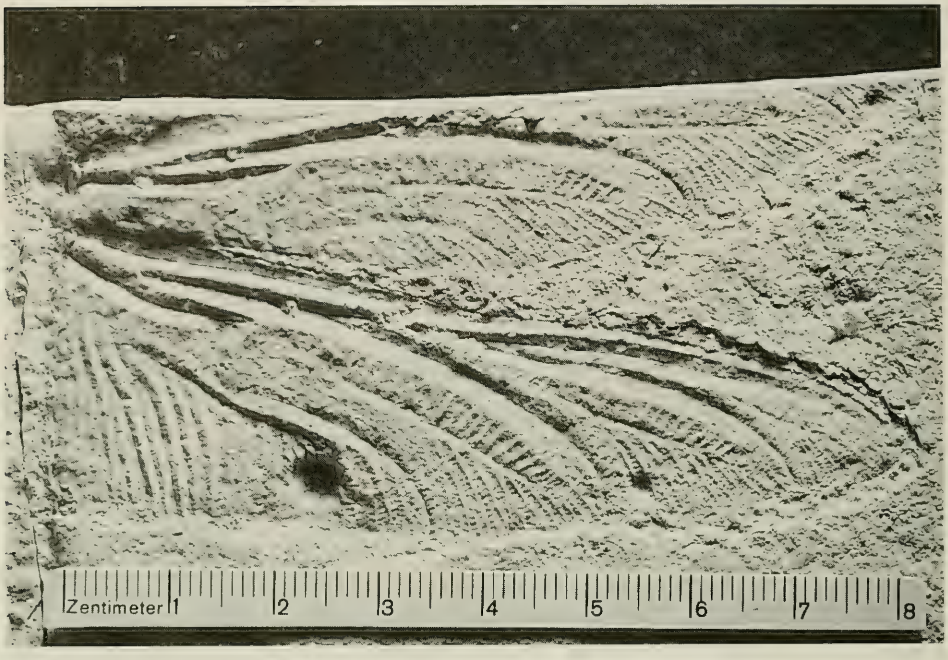

Zentimeter
1
2
3
4
5
6
7
8

Fig. 11. *Urogomphus giganteus*, ♂ MCZ 6192, right wings. Scale as indicated by rule.

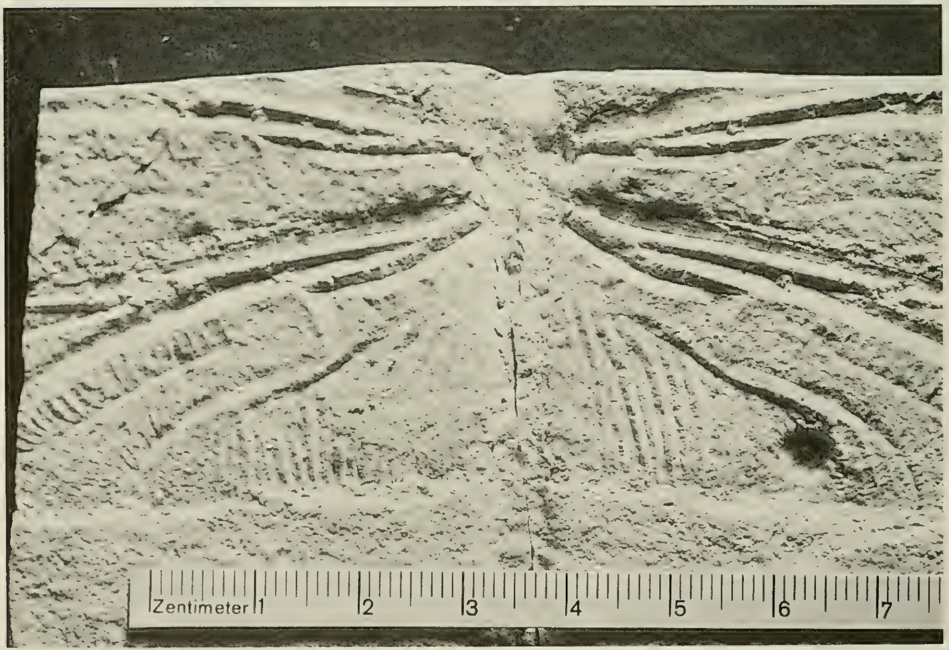

Zentimeter
1
2
3
4
5
6
7

Fig. 12. *Urogomphus giganteus*, ♂ MCZ 6192. Scale as indicated by rule.

Aeschnidiidae type and situated at about 45 % of wing length. Pterostigma in a basal position (max. length, 3.1 mm; max. width, 1.1 mm), and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma). Nodal veinlet and subnodal veinlet oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 8.2 mm) in basal postnodal area. Numerous postnodal crossveins between nodus and pterostigma, not aligned with corresponding postsubnodal crossveins. Two rows of cells in most part of area between RA and RP1 basal and distal of pterostigmal brace vein. Numerous antenodal crossveins between costal margin and ScP, not aligned with secondary antenodal crossveins between ScP and RA. Two rows of cells in complete antenodal area between costal margin and ScP, but only one row of cells in antenodal area between ScP and RA. Two primary antenodal crossveins aligned and distinctly stronger, with about fourteen or fifteen cells between them. Ax1 only 0.6 mm basal of arculus, and Ax2 10.2 mm distal of Ax1, on level of basal half of discoidal triangle. Basal brace Ax0 preserved, and several accessory antenodal crossveins between Ax0 and Ax1. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 12.9 mm basal of subnodus, and origin of IR2 9.0 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Two oblique veins 'O', 5.4 mm and 9.7 mm distal of subnodus (the second one being more oblique than the first one). Rspl well-defined, long (length, 22.4 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Several (about seven) convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near posterior wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, enclosed by a furcation of a long basal convex intercalary (primary IR1 ?). Area between RP3/4 and MA distally widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and very long (length, 29.1 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several (about six) convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 7.2 mm; width at posterior wing margin, 16.1 mm). Hypertriangle very long, but not very narrow (length, 12.4 mm; max. width, 1.5 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse and divided into numerous cells arranged in two "vertical" rows; length of its anterior side, 3.5 mm; of its basal side, 6.6 mm; of its distal side MAb, 7.5 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb somewhat concave-curved. Anal vein divided into a well-defined and hypertrophied anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel, but distally diverging. MP reaches posterior wing on level of nodus. CuAa with two well-defined distal posterior branches; CuAb reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 11.9 mm. Anal area broad (max. width, 19.3 mm) and fan-like with five posterior branches of AA, alternating with concave intercalaries (Aspls). Anal loop completely absent, but a row of five pseudo-anal loops basal of subdiscoidal triangle. Neither distinct anal angle, nor anal triangle, but anal margin makes rectangular bend near wing base. A small membranule seems to be visible.

Specimen nos 3829–3830 in Carnegie Museum: CARPENTER (1932: fig. 4) provided a drawing of the wing venation of the basal parts of right fore- and hindwing of this very well-preserved specimen. The visible characters agree with the other specimens of *Urogomphus giganteus* described here, except for the presence of four posterior branches of CuAa in the hindwing. Since the venation in the cubito-anal area is very complex, because of the numerous intercalary veins, I suppose that this unusual condition is rather based on a drawing error.

Specimen without number in coll. BECHLY: A relatively well-preserved dragonfly with both hindwings, fragments of the forewings, pterothorax, and abdomen with ovipositor, thus it is a female specimen.

Body: The thorax does not show any details, and the legs are not visible. The abdomen is 70 mm long and 5.5–7 mm wide. The ovipositor is visible, but its distal part is missing.

Hindwing: Length, about 95 mm, thus the biggest known specimen. The distal side MAb of the discoidal triangle is distinctly curved in a concave way.

Specimen without number in coll. KÜMPEL, Wuppertal (Fig. 13): A complete but poorly preserved dragonfly without ovipositor, thus it is probably a male specimen.

Body: The head is incomplete. The thorax does not show any details, and the legs are not visible. The abdomen is 63 mm long, distally somewhat dilated (male), and the anal appendages seem to be very small or incompletely preserved.

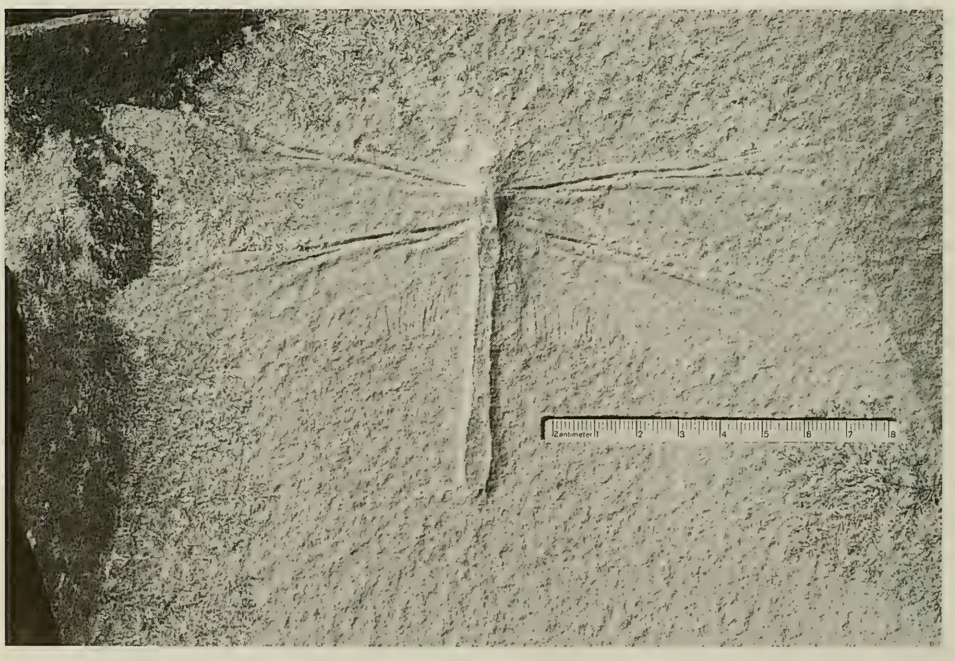


Fig. 13. *Urogomphus giganteus*, ♂ coll. KÜMPEL without no. Scale as indicated by rule.

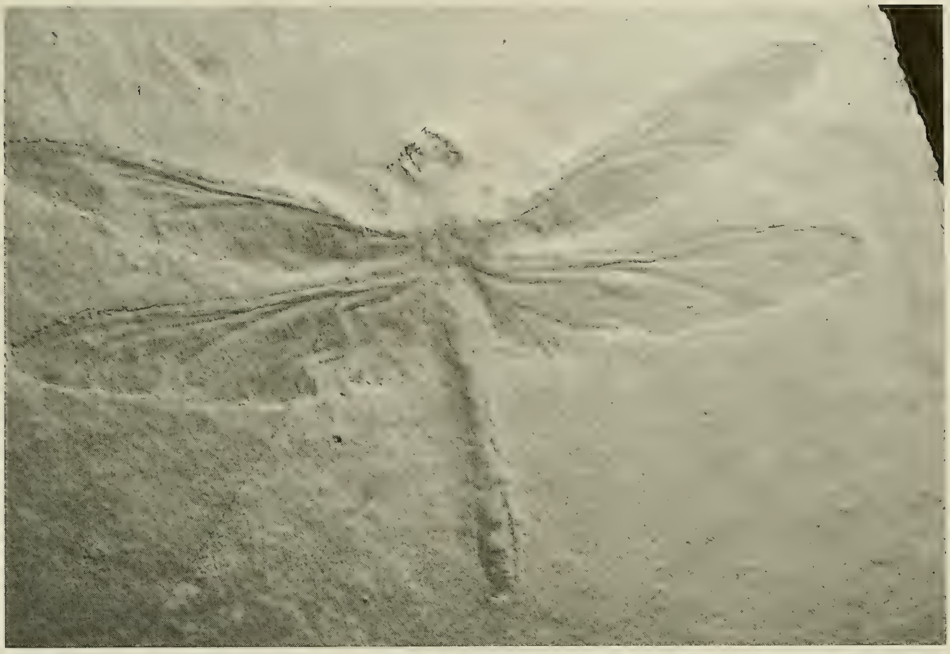


Fig. 14. *Urogomphus giganteus*, ♂ coll. KARIOPP without no. Scale unknown (photo by K.A. FRICKHINGER).

Forewing: Length, 89.2 mm.

Hindwing: Length, 90.5 mm.

Specimen without number in coll. KARIOPP, Regensburg (Fig. 14): A complete dragonfly with well-preserved body. The compound eyes are distinctly separated; the abdomen is short; and the wing span is about 17 cm. Since there is no ovipositor visible it is probably a male specimen.

Urogomphus eximius (HAGEN, 1862)

Figs 15–25

*1862 *Petalura eximia*. – HAGEN, p. 107.
1869 *Petalura eximia*. – WEYENBERGH, p. 235.
1898 *Estemoa gigantea* [sensu MEUNIER]. – MEUNIER, pp. 120–121, pl. 7, fig. 13.
1906 *Urogomphus eximius* HAGEN. – HANDLIRSCH, p. 595.
1932 *Urogomphus eximius* (HAGEN). – CARPENTER, pp. 107–108.
1982 *Urogomphus eximius* (HAGEN, 1862). – SCHLÜTER & HARTUNG, p. 301.
1993 *Urogomphus eximius* (HAGEN, 1862) (HANDLIRSCH, 1906–1908). – NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS, p. 56 (placed in Aeschnidiidae genus incertae sedis stat. nov.).
1993 *Lithoaeschnidium viohli*. – NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS, pp. 57–60, figs 33–40 (new synonymy, as junior subjective synonym).
1996 *Urogomphus eximius* (HAGEN, 1862). – NEL, BECHLY & MARTÍNEZ-DELCLÒS, p. 178.

Lectotype: HAGEN (1862) described three syntypes at BSPGM (Munich), but did not designate a holotype. I here designate the male specimen no. 16 as lectotype.

Type locality: Solnhofen, southern Frankonian Alb, Bavaria, Germany.

Type horizon: Upper Jurassic, Malm ζ 2b ("oberer Weißjura"), Lower Tithonian, Hybonotum-Zone, Solnhofen Lithographic Limestone.

Paratypes: Because of the present lectotype designation, female specimen no. 17 and female specimen without number (no. 18 ?) at BSPGM (Munich) are paralectotypes.

Further material: Specimens no. 63717 and no. 63718 at SMNS (Stuttgart), and a specimen without number in coll. Bechly (ex coll. Ludwig) that will be acquired by SMNS, too.

New diagnosis. – Nearly all known characters, except of size, are more or less identical with *U. giganteus*. I here regard all specimens with a wing length of less than 80 mm as *U. eximius*, although the maximum wing length of 78 mm is rather close to the minimum wing length of *U. giganteus* (81–85 mm). However, the minimum wing length of 68 mm certainly excludes a conspecific status with large *U. giganteus* specimens (wing length, 93–95 mm). Therefore, two distinct species of *Urogomphus* in the Solnhofen Limestone are certainly justified, even though they can only be distinguished by a small gap of 3 mm between their size ranges.

A further distinction from the other two species seems to be the number of rows of cells between ScP and costal margin in the antenodal area of the forewings: in *U. eximius* there are only two rows of cells in this area of the forewing, just like in the hindwings of all three species, while there are three or four rows of cells in the referring area of the forewing in the other two species.

Redescription

Lectotype BSPGM no. 16 (Figs 15–16): A complete and rather well-preserved male dragonfly (labelled «No. 16 *Petalura eximia* ♂, *Aeschna eximia* M.M. XI., H., Solenhofen»), of which only the legs are not visible. All the main wing veins are visible, but the cross-venation is hardly preserved. Wing span 161.9 mm.

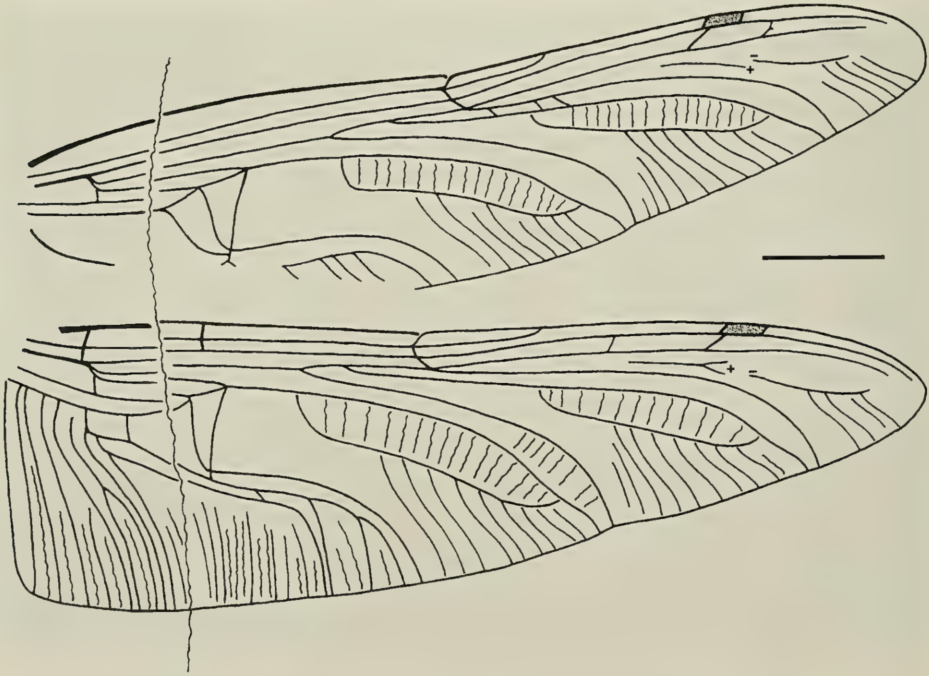


Fig. 15. *Urogomphus eximius*, ♂ lectotype BSPGM 16, right wings. Scale 10 mm.

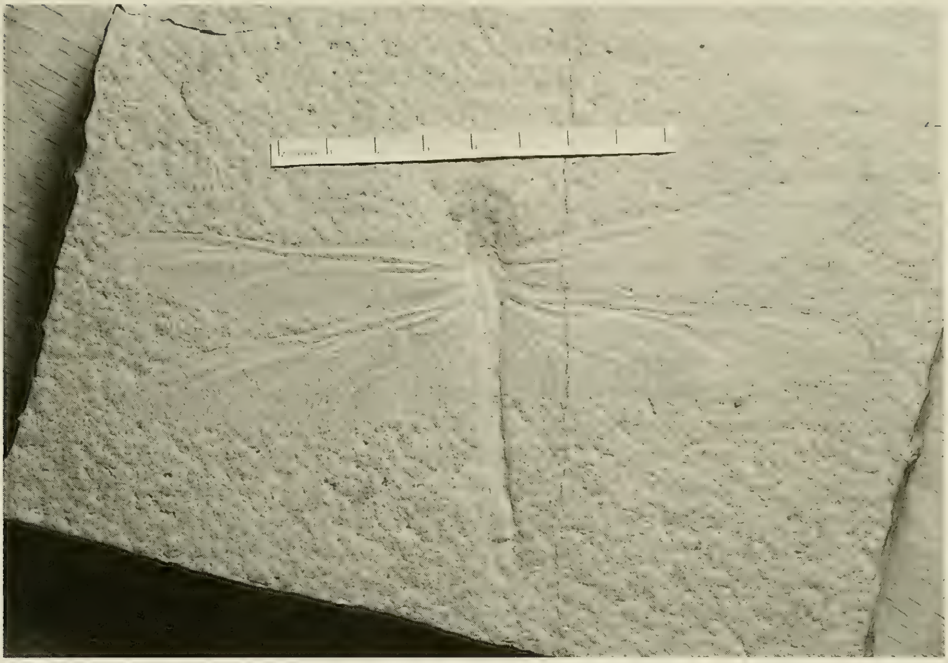


Fig. 16. *Urogomphus eximius*, ♂ lectotype BSPGM 16. Scale as indicated by rule.

Body: Length from head to end of abdomen, 78.6 mm. Width of head, 11.3 mm. Compound eyes rather small and widely separated (min. distance, 2.4 mm). The abdomen is about 55 mm long, relatively slender (width, about 3 mm), but distally somewhat broadened (max. width, 4.9 mm), and lacks an ovipositor. Thus, it is most likely a male specimen (females have a broad abdomen, without distal dilation, but with a long ovipositor).

Forewing: Length, 76.3 mm; width at nodus, 17.2 mm; distance from base to arculus, 5.2 mm; from base to nodus, 36.1 mm; from nodus to pterostigma, 21.8 mm; from pterostigma to apex, 15.4 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 47 % of wing length. Pterostigma in a basal position, relatively short (max. length, 3.4 mm; max. width, 1.0 mm), and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma). Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 8.8 mm) in basal postnodal area. Postnodal and antenodal crossveins, including two primary antenodal crossveins, not preserved. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 11.6 mm basal of subnodus, and origin of IR2 6.5 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Two oblique veins 'O', 1.9 mm and 7.4 mm distal of subnodus. Rspl well-defined, long (length about 20 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Six convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, accompanied by a basal longitudinal convex intercalary (primary IR1 ?); several convex secondary veins originating on apical supplement and reaching posterior wing margin; pseudo-IR1 not preserved. Area between RP3/4 and MA distally widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and long (length, 20.4 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 6.7 mm; width at posterior wing margin, 14.7 mm). Hypertriangle very long and narrow (length, 12.7 mm; max. width, 1.2 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 4.0 mm; of its basal side, 5.9 mm; of its distal side MAb, 6.8 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA parallel up to posterior wing margin. MP reaches posterior wing margin somewhat basal of level of nodus. CuA with at least five well-defined posterior branches. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.2 mm). Max. width of cubito-anal area, about 3.2 mm. Anal area broad (max. width, about 5 mm).

Hindwing: Length, 77.6 mm; max. width near wing base, 24.1 mm; width at nodus, 20.9 mm; distance from base to arculus, 6.2 mm; distance from base to nodus, 33.8 mm; from nodus to pterostigma, 25.2 mm; from pterostigma to apex, 13.8 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 44 % of wing length. Pterostigma in a basal position, hardly longer than in forewing (max. length, 3.7 mm; max. width, 1.1 mm), and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma). Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 10.8 mm) in basal postnodal area. Two primary antenodal crossveins aligned and stronger. Ax1 aligned with arculus, and Ax2 9.8 mm distal of Ax1. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 10.8 mm basal of subnodus, and origin of IR2 7.1 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Oblique veins 'O' not preserved. Rspl well-defined, long (length, 18.9 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Several convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near posterior wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, enclosed by a furcation of a long basal convex intercalary (primary IR1 ?). Area between RP3/4 and MA distally widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and very long (length, 23.8 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 7.2 mm; width at posterior wing margin, 15.5 mm). Hypertriangle very long, but broader than in forewing and hindwing of other specimens (length, 10.9 mm; max. width, 1.5 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 3.0 mm; of its basal side, 6.5 mm; of its distal side MAb, 7.0 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined and hypertrophied anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle (maybe "fused" with adjacent pseudo-anal loop). PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA more or less parallel. MP reaches posterior wing margin slightly basal of level of nodus. CuAa with three well-defined distal posterior branches; CuAb reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.5 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 10.5 mm. Anal area broad (max. width, 17.2 mm) and fan-like with numerous posterior branches of AA, alternating with concave intercalaries (Aspls). Anal loop completely absent, but one pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle. Neither distinct anal angle, nor anal triangle, but anal margin makes rectangular bend near wing base. No membranule visible.

Discussion: Nel & Martínez-Delclòs (1993) regarded the type series (three specimens at BSPGM) of Hagen (1862) as lost, although they mentioned that they found specimen no. 17 at BSPGM, which probably belongs to this type series. They designated this specimen no. 17 as holotype of a new genus and species (*Lithoaeschnidium viohli*), because it does not precisely agree in size with Hagen's original description. On the other hand, Schweigert et al. (1996) mentioned that only two of the three syntypes of Hagen (1862) are still present in the collection of BSPGM.

I could find three specimens of *Urogomphus eximius* at BSPGM that are all marked with a "H", which indicates that they belong to coll. Haeberlein (Mayr pers. comm.). This collection was already present in this museum in the time of Hagen. The conclusion that these three specimens represent the type series of Hagen is also supported by the information of Meunier (1898) that five specimens of *Urogomphus* are present in the Museum of Munich (including the holotype of *U. giganteus*, and a specimen of *Aeschnogomphus* that was misidentified as *U. giganteus*). The three *U. eximius* specimens represent two females with ovipositor (specimen no. 17, and a specimen without number), and one putative male specimen without ovipositor (specimen no. 16). Hagen (1862) mentioned that his type series includes two female and one male specimen in this museum. In his original description he stated a body length of 80 mm and a wing span of 160 mm. This description exactly agrees with the size of specimen no. 16, but neither with specimen no. 17, nor with the female specimen without number. The latter specimen might indeed be the third syntype of Hagen (no. 18), since I found a separate label «Nr. 18 *Petalura eximia* ♀ *Aeschna eximia* Münst. H. Solenhofen» [sic]. I regard the three mentioned specimens as representing the complete type series of Hagen, and here designate specimen no. 16 as lectotype, because of its agreement in size with the original description. The other two specimens therefore have to be regarded as paralectotypes.

Paralectotype (and holotype of *Lithoaeschnidium viohli*) BSPGM no. 17 (Figs 17–18): A complete and well-preserved female dragonfly (wing span of forewings, 151 mm).

Body: Length from head to end of abdomen, 77 mm. Head and thorax do not show any details, but the segmentation of the abdomen is still visible. Length of abdomen (without ovipositor), 55 mm. The valves (length, about 16.5 mm) of the ovi-

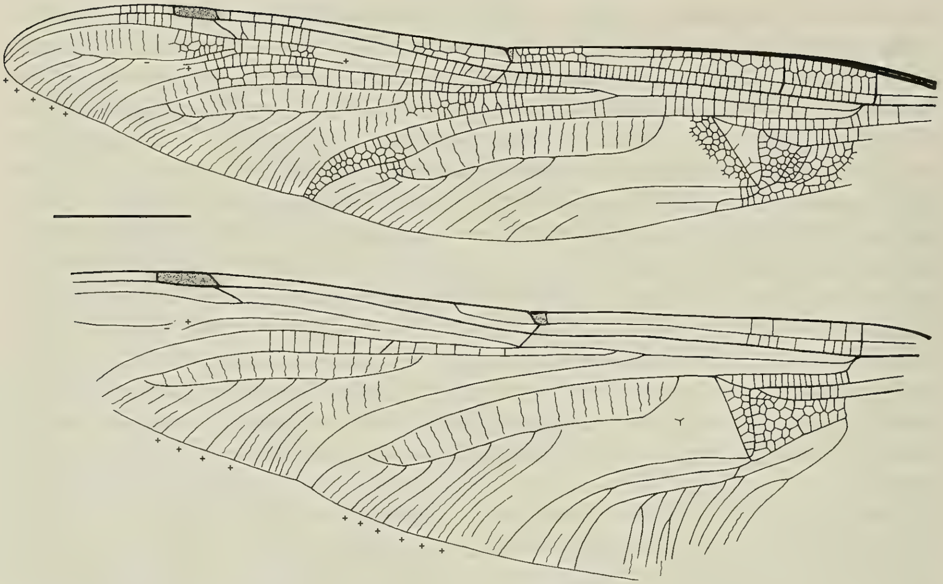


Fig. 17. *Urogomphus eximius*, ♀ paralectotype BSPGM 17 (holotype of *Lithoaeschnidium viohli*), left wings (original drawing combined with detail drawings of Nel & Martínez-Delclos 1993). Scale 10 mm.

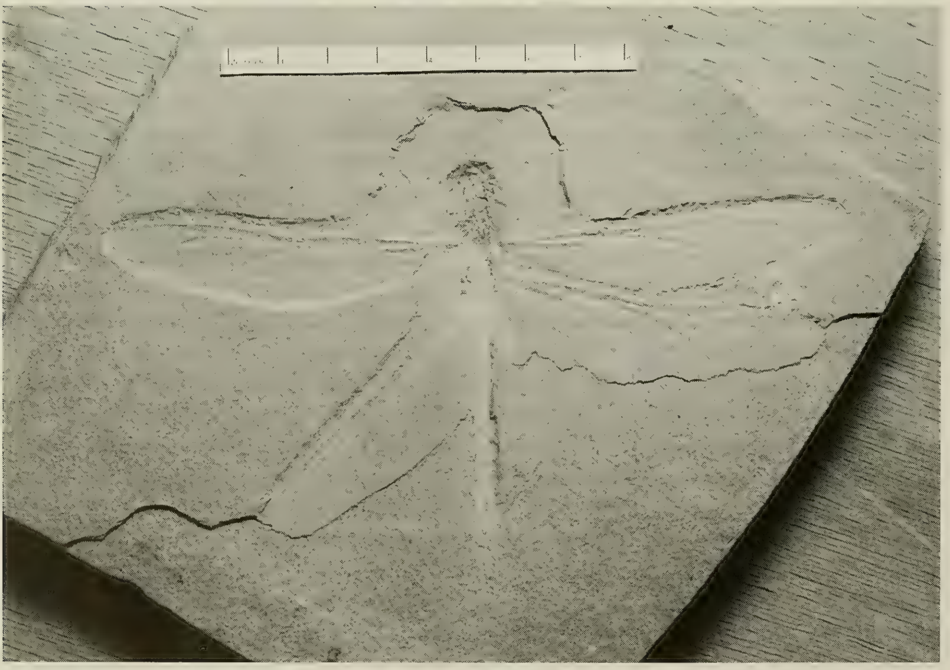


Fig. 18. *Urogomphus eximius*, ♀ paralectotype BSPGM 17 (holotype of *Lithoaeschnidium viohli*). Scale as indicated by rule.

positor are far spread, one being direct backwards, and one slanted obliquely forwards (see Nel & Martínez-Delclòs 1993: fig. 40; with incorrect scale!).

Forewing: Length, 69.4 mm (length incorrectly stated as 73–74 mm in Nel & Martínez-Delclòs 1993); width at nodus, 14.4 mm; distance from base to arculus, 5.5 mm; from base to nodus, 32.1 mm; from nodus to pterostigma, 21.6 mm; from pterostigma to apex, 12.5 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 46 % of wing length. Pterostigma in a basal position, relatively short (max. length, 3.3 mm; max. width, 0.8 mm), and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma). Small part of distal antenodal area near nodus sclerotized ("accessory pterostigma" ?). Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long zigzagged pseudo-ScP (length, 7.4 mm) in basal postnodal area. Numerous postnodal crossveins between nodus and pterostigma, not aligned with corresponding postsubnodal crossveins. Apparently only one row of cells in distal half of area between RA and RP1 basal and distal of pterostigmal brace vein. Numerous antenodal crossveins between costal margin and ScP, not aligned with secondary antenodal crossveins between ScP and RA (more than 45). Two rows of cells in complete antenodal area between costal margin and ScP, but only one row of cells in antenodal area between ScP and RA. Two primary antenodal crossveins aligned and distinctly stronger, with eleven cells between them. Ax1 only 0.8 mm basal of arculus, and Ax2 6.8 mm distal of Ax1, even basal of level of basal side of discoidal triangle. Antesubnodal area with numerous crossveins, but without any gap of crossveins near nodus. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. Ten bridge-crossveins (Bqs) visible basal of subnodus. Numerous antefurcal crossveins between RP and MA basal of midfork. First branching of RP (midfork) 8.3 mm basal of subnodus, and origin of IR2 6.8 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Two oblique veins 'O', five cells (2.2 mm) and eleven cells (6.6 mm) distal of subnodus. Rspl well-defined, long (length about 17.8 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Six convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened with two or more rows of cells, but again narrowed near wing margin. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, accompanied by a basal longitudinal convex intercalary (primary IR1 ?); several convex secondary veins originating on apical supplement and reaching posterior wing margin; pseudo-IR1 not clearly preserved. Area between RP3/4 and MA distally widened with three rows of cells, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and very long (length, 20.3 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. About five convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 5.2 mm; width at posterior wing margin, 14.7 mm) with numerous rows of cells (about ten rows near discoidal triangle). Hypertriangle very long and narrow (length, 11.1 mm; max. width, 0.8 mm), and divided by numerous crossveins (at least thirteen are visible); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse and divided into numerous cells; length of its anterior side, 3.6 mm; of its basal side, 4.1 mm; of its distal side MAb, 6.1 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side

MAb straight. Median space divided by several parallel crossveins (at least three); submedian space traversed by numerous parallel crossveins, so that CuP-crossing cannot be distinguished. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a large subdiscoidal triangle that is divided into twenty-three cells. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel, but distally diverging. MP reaches posterior wing margin on level of nodus. Posterior branches of CuA not preserved. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area, 1.8 mm. Anal area broad (max. width, 3.5 mm) with about five rows of cells between AA and posterior wing margin; anal area with at least three well-defined, closed, and multicellular pseudo-anal loops basal of subdiscoidal triangle.

Hindwing: Length, about 68 mm; max. width near wing base, about 19.9 mm; width at nodus, 18.3 mm; distance from base to arculus, 5.3 mm; distance from base to nodus, 29.9 mm; from nodus to pterostigma, 23.3 mm; from pterostigma to apex, 10.6 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 44 % of wing length. Pterostigma in a basal position, longer than in forewing (max. length, 4.6 mm; max. width, 1.1 mm), and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma); basal side of pterostigma more oblique than distal side. Antenodal area near nodus sclerotized ("accessory pterostigma" ?). Nodal veinlet and subnodal veinlet oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 5.9 mm) in basal postnodal area. Numerous antenodal crossveins between costal margin and ScP, not aligned with secondary antenodal crossveins between ScP and RA. Apparently only one row of cells in complete antenodal area between costal margin and ScP and between ScP and RA (very uncertain and dubious character state, because of rather poor preservation of cross-venation). Ax1 aligned with arculus, and Ax2 not preserved. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 9.2 mm basal of subnodus, and origin of IR2 7.1 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Only one distal oblique vein 'O' visible, 9.4 mm distal of subnodus (basal oblique vein not preserved). Rspl well-defined, long (length about 20.6 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Five or six convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, accompanied by a basal longitudinal convex intercalary (primary IR1 ?); pseudo-IR1 not preserved. Area between RP3/4 and MA distally widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and very long (length, 23.6 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. About six convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin, alternating with concave intercalaries. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 6.0 mm; width at posterior wing margin, 14.7 mm). Hypertriangle very long and narrow (length, 9.9 mm; max. width, 1.1 mm), and divided by sixteen crossveins; its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse and divided into sixteen cells, arranged in two "vertical" rows; length of its anterior side, 2.7 mm; of its basal side, 5.0 mm; of its distal side MAb, 6.4 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Submedian space traversed by numerous parallel crossveins, so that CuP-crossing cannot be distinguished. Anal vein divided into a well-defined and hypertrophied anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle that is divided into numerous cells (the elongate shape mentioned by Nel & Martínez-Delclòs 1993, is based on an apparent fusion of subdiscoidal triangle and a pseudo-anal loop, due to the zigzagged and weak posterior side of subdiscoidal triangle). PsA ends on MP slightly basal of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel, but distally diverging. MP reaches posterior wing margin slightly distal (!) of level of nodus. CuAa with only two well-defined distal posterior branches; CuAb reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.2 mm). Anal area broad and fan-like with numerous posterior branches of AA, alternating with concave intercalaries (Aspls) (anal area of right hindwing only partly preserved, but well-preserved in left hindwing and figured by Nel & Martínez-Delclòs 1993: fig. 34). Anal loop completely absent, but at least two pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle (the posterior margin of subdiscoidal triangle is zigzagged, so that one pseudo-anal loop next to subdiscoidal triangle seems to be fused with it).

Paralectotype? specimen BSPGM without number (no. 18 ?) (Figs 19–20): A complete but poorly preserved female *Urogomphus* specimen without number, that is indicated to belong to coll. Haeberlein, too. This specimen probably represents the third paralectotype (no. 18) of Hagen (1862). The apices of the wings are hardly preserved, and only the main veins are visible.

Body: The body is poorly preserved, but the segmentation of the abdomen is still visible and shows short segments. The head does not show any details. The abdomen is about 58 mm long (without ovipositor), very broad (width, 7–8 mm), distally not dilated. A long ovipositor is faintly visible, thus it is a female specimen (also indicated by the broad abdomen).

Forewing: Length, probably about 77.7 mm (estimated from distance of base to nodus which is about 47 % of wing length in other specimens); distance from base to arculus, 5.9 mm; from base to nodus, 36.5 mm; from nodus to pterostigma, 21.1 mm. Only the basal side of the pterostigma with the pterostigmal brace is preserved. Nodus of Aeschnidiidae type. Pterostigma in a basal position, and distinctly braced by a strong and oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma). Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 7.5 mm) in basal postnodal area. Two primary antenodal crossveins aligned and distinctly stronger. Ax1 only 0.6 mm basal of arculus, and Ax2 8.8 mm distal of Ax1, on level of basal side of discoidal triangle. Arculus weakly defined. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 9.8 mm basal of subnodus, and origin of IR2 8.1 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Rspl well-defined, long (length about 18.8 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. RP2 and IR2 smoothly curved. RP1 and RP2 strongly divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2, accompanied by convex intercalaries. Primary IR1 indistinct. Area between RP3/4 and MA distally widened. Mspl well-defined and very long (more than 22.5 mm). Postdiscoidal area

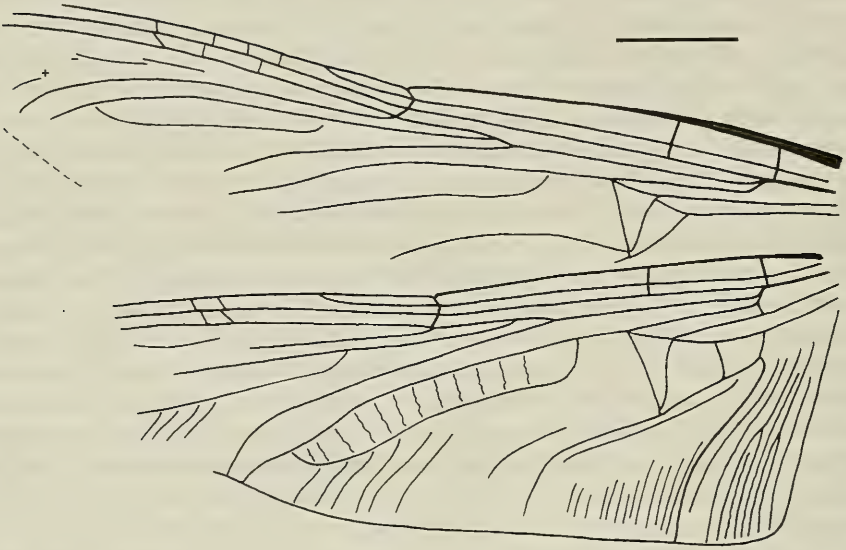


Fig. 19. *Urogomphus eximius*, ♀ paralectotype BSPGM 18 ?, left wings. Scale 10 mm.

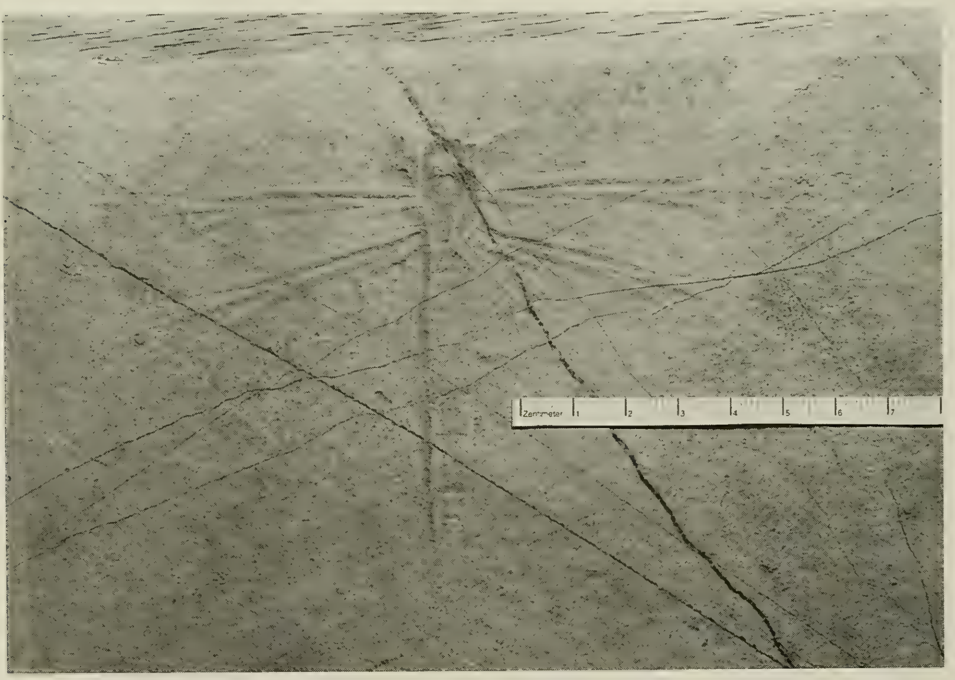


Fig. 20. *Urogomphus eximius*, ♀ paralectotype BSPGM 18 ?. Scale as indicated by rule.

distally widened (width near discoidal triangle, 5.1 mm). Hypertriangle very long and narrow; its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 3.9 mm; of its basal side, 5.1 mm; of its distal side MAb, 5.9 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP slightly below basal angle of discoidal triangle. MP reaches up to level of nodus. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm).

Hindwing: Length, probably about 74.4 mm (estimated from distance of base to nodus which is about 44 % of wing length in other specimens); max. width near wing base, 23.6 mm; width at nodus, 19.4 mm; distance from base to arculus, 5.9 mm; distance from base to nodus, 32.7 mm. Nodus of Aeschnidiidae type. Pterostigma not preserved. Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet more oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 9.7 mm) in basal postnodal area. Two primary antenodal crossveins are aligned and distinctly stronger. Ax1 aligned with arculus, and Ax2 9.6 mm distal of Ax1, on level of middle of discoidal triangle. Arculus weakly defined and angled. First branching of RP (midfork) 10 mm basal of subnodus, and origin of IR2 6.7 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Rspl well-defined, long, and parallel to IR2. Several convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin. Area between RP2 and IR2 distally gently widened. RP1 and RP2 divergent. Area between RP3/4 and MA distally distinctly widened, but again narrowed near wing margin. Mspl well-defined and long (length, 25.3 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 7.6 mm). Hypertriangle very long and narrow (length, 11.1 mm; max. width, 1.3 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 3.6 mm; of its basal side, 5.9 mm; of its distal side MAb, 6.9 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA distally diverging. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 10.3 mm. Anal area broad (max. width, 17.0 mm) and fan-like with several posterior branches of AA, alternating with concave intercalary veins. Anal loop completely absent, but one well-defined pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle. Neither distinct anal angle, nor anal triangle, but anal margin makes rectangular bend near wing base. No membranule visible.

Specimen SMNS no. 63717 (Figs 21–22): The specimen is labelled «hinterer Libellenflügel, *Urogomphus*?, Malm zeta, Untertithonium, Hybonotum Zone, Eichstätt/Bayern, Solnhofener Plattenkalke, Slg. W. Ludwig 1992». An isolated hindwing, of which the basal part is missing. The wing venation is poorly preserved, only the main veins being visible.

Hindwing: Probable total length, about 70.5 mm; max. width, 20.5 mm; width at nodus, 18.9 mm. Nodus of Aeschnidiidae type. Nodal veinlet and subnodal veinlet only weakly oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-

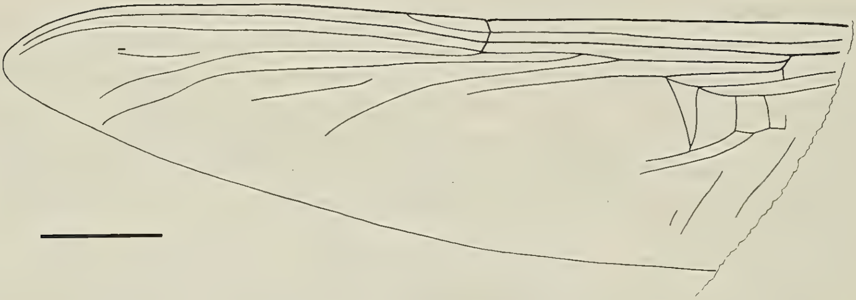


Fig. 21. *Urogomphus eximius*, SMNS 63717, left hindwing. Scale 10 mm.

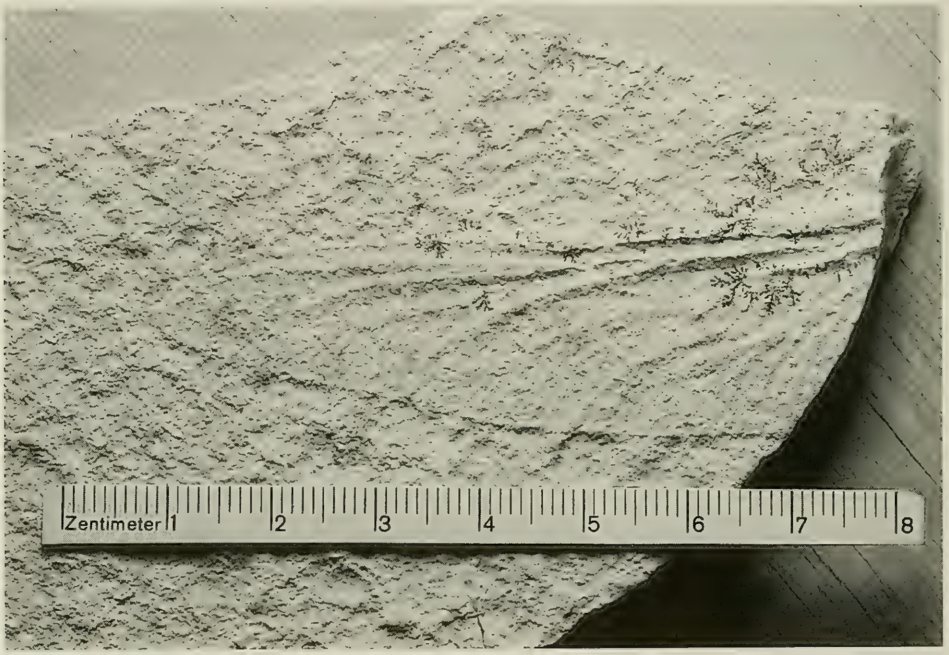


Fig. 22. *Urogomphus eximius*, SMNS 63717, left hindwing. Scale as indicated by rule.

ScP (length, 7.0 mm) in basal postnodal area. Arculus weakly defined and angled. First branching of RP (midfork) 11.3 mm basal of subnodus, and origin of IR2 8.2 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Rspl well-defined. RP1 and RP2 divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2. Hypertriangle long and narrow (length, 9.7 mm; max. width, 1.1 mm); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 2.8 mm; of its basal side, 4.9 mm; of its distal side MAb, 6.0 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. Basal posterior branches of CuA are suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 9.6 mm. Anal area broad. Anal loop completely absent, but at least one or two well-defined pseudo-anal loops basal of subdiscoidal triangle.

Specimen SMNS no. 63718 (Figs 23–25): The specimen is labelled «Libelle, *Urogomphus giganteus*, Malm zeta, Untertithonium, Hybonotum Zone, Langenaltheim, Solnhofener Plattenkalke, Slg. W. Ludwig 1992». Body and both hindwings of a dragonfly. The forewings are missing, and the apex of the right hindwing is destroyed. The main wing veins are well-preserved, but the cross-venation is hardly visible.

Body: Head and thorax are poorly preserved, and there are no legs visible, but the segmentation of the abdomen is still visible. Body length from head to end of abdomen, about 64 mm; width of abdomen, 5–6 mm; no ovipositor visible.

Hindwing: Length, 68.6 mm; max. width near wing base, 18.8 mm; width at nodus, 16.5 mm; distance from base to arculus, 5.6 mm; distance from base to nodus, 29.6 mm; from nodus to pterostigma, 22.6 mm; from pterostigma to apex, 13.3 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 43 % of wing length. Pterostigma in a rather basal position, short (max. length, 2.8 mm; max. width, 0.9 mm), and distinctly braced by a strong and oblique brace vein that is aligned with its basal side (not displaced distally!); basal side of pterostigma more oblique than distal side. Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet strongly oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 7.7 mm) in basal postnodal area. Two rows of cells in distal half of area between RA and RP1 basal and distal (!) of pterostigmal brace vein. Two primary antenodal crossveins are aligned and dis-

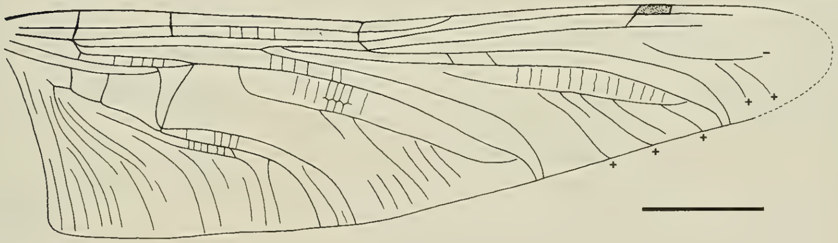


Fig. 23. *Urogomphus eximius*, SMNS 63718, left hindwing (ventral aspect). Scale 10 mm.

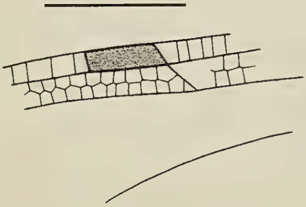


Fig. 24. *Urogomphus eximius*, SMNS 63718, right hindwing pterostigma (ventral aspect). Scale 5 mm.

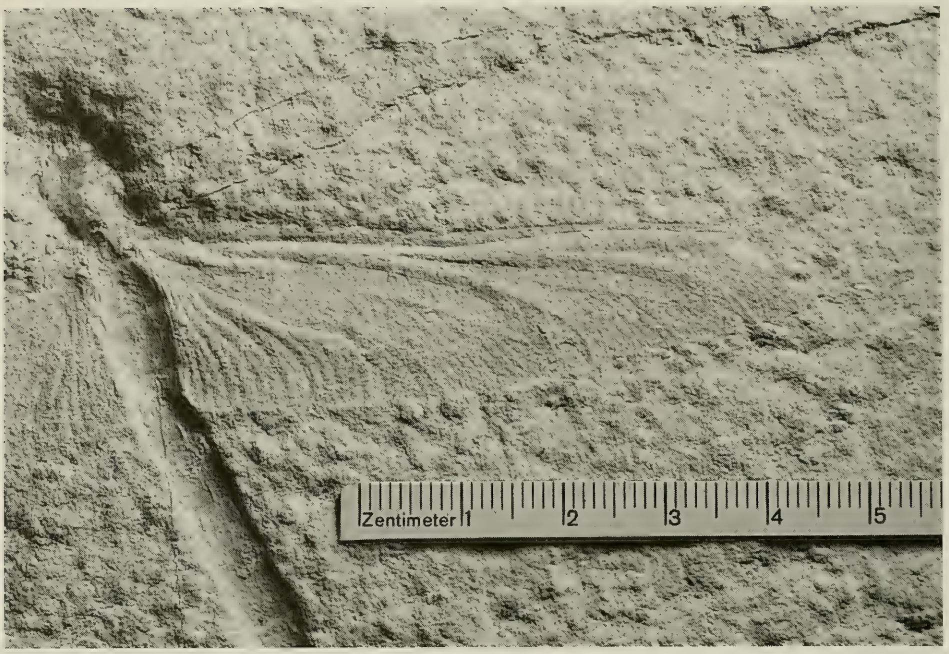


Fig. 25. *Urogomphus eximius*, SMNS 63718, right hindwing (ventral aspect). Scale as indicated by rule.

tinctly stronger. Ax1 aligned with arculus, and Ax2 7.8 mm distal of Ax1, on level of middle of discoidal triangle. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. First branching of RP (midfork) 8.9 mm basal of subnodus, and origin of IR2 7.1 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Two oblique veins 'O' visible, 6.6 mm and 9.8 mm distal of subnodus. Rspl well-defined, very long (length about 20.8 mm), and parallel to IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Several (at least five) convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened, but again narrowed near wing margin. RP1 and RP2 strongly divergent. Curved concave secondary vein (apical supplement) between RP1 and RP2. Primary IR1 indistinct; pseudo-IR1 not preserved. Area between RP3/4 and MA distally widened, but again strongly narrowed near wing margin. Mspl well-defined and very long (length, 24.2 mm); Mspl not reaching posterior wing margin, but ending on MA. Several convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 5.4 mm; width at posterior wing margin, 15.3 mm). Hypertriangle very long and narrow (length, 9.4 mm; max. width, 0.8 mm), and divided by numerous crossveins (at least five are visible); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse; length of its anterior side, 3.0 mm; of its basal side, 5.0 mm; of its distal side MAb, 5.8 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle. PsA ends on MP slightly below basal angle of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel with only one row of cells between them, but distally diverging. MP reaches posterior wing margin slightly basal of level of nodus. CuAa with two well-defined distal posterior branches; CuAb reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.2 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 8.8 mm. Anal area broad (max. width, 13.6 mm) and fanlike with several posterior branches of AA, alternating with concave intercalary veins. Anal loop completely absent, but at least one or two well-defined pseudo-anal loops basal of subdiscoidal triangle. Neither distinct anal angle, nor anal triangle, but anal margin makes rectangular bend near wing base. No membranule visible.

Specimen without number in coll. BECHLY: Fragmentary hindwing of a dragonfly labelled «Hinterer Libellenflügel, Malm zeta, Eichstätt/Bayern». The wing base is missing and the wing venation is poorly preserved, but it is clearly a specimen of *Urogomphus eximius* (length of fragment, 60 mm).

Urogomphus nusplingensis n. sp.

Figs 26–31

1995 *Urogomphus* sp. – DIETL, KAPITZKE & RIETER, p. 120, pl. 6.
1995 *Urogomphus*. – DIETL, KAPITZKE & RIETER, unnumbered text-fig. on p. 171 (above).
1995 "Libelle". – DIETL, unnumbered text-fig. on p. 218 (above).
1996 *Urogomphus giganteus* [sensu SCHWEIGERT et al.]. – SCHWEIGERT, DIETL, KAPITZKE, RIETER & HUGGER, p. 6–9, figs 5–6, 7c.
1996 *Urogomphus giganteus*. – TISCHLINGER, p. 294, fig. 12 (erroneously indicated as SMNS Nr. 62744)

Holotype: Specimen no. SMNS 62602 in collection of the Staatl. Mus. f. Naturk., Stuttgart, Germany. This specimen was discovered during an excavation by SMNS in September 1994, and represents the first fossil insect discovered in the Jurassic of Swabia. It was found and prepared by M. KAPITZKE.

Type locality: Nusplingen quarry (property of Ges. Naturk. Württ.), Westerberg/Großer Heuberg, "Gewann Taubenloch", SW Swabian Alb, Baden-Württemberg, Germany.

Type horizon: Upper Jurassic, Malm ζ ("oberer Weißjura"), Upper Kimmeridgian, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Nusplingen Lithographic Limestone (layer "D" – 15 cm from above).

Derivation of name: After the type locality Nusplingen.

Diagnosis. – This new species differs from *U. giganteus* by its smaller size, and can be distinguished from *U. giganteus* and *U. eximius* by the following wing venational characters: Forewing with three rows of cells in the basal half of antenodal area between costal margin and ScP (also between Ax1 and Ax2); Ax2 on level of basal side of discoidal triangle in hindwing (generally on level of middle of discoidal triangle in the other two species); "accessory pterostigma" developed in front of nodus (autapomorphy); Rspl shorter than in all other species of Aeschnidiidae (autapomorphy); concave and convex secondary veins between RP1 and RP2 less distinct.

Description

Holotype SMNS no. 62602 (Figs 26–31): A very well-preserved and nearly complete dragonfly with all four wings in outstretched position. Only the end of the abdomen is missing, and most legs are not visible (except the fore legs). The speci-

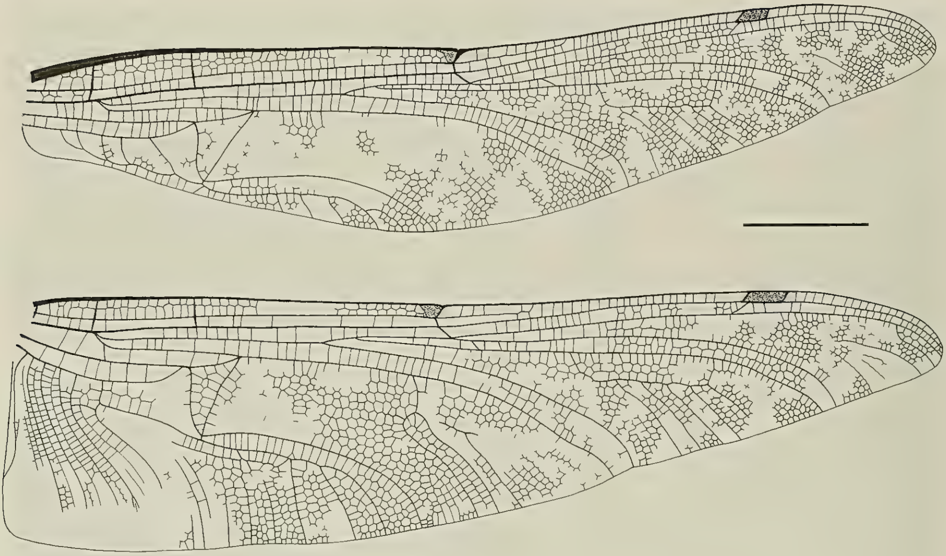


Fig. 26. *Urogomphus nusplingensis* n. sp., ♀ holotype SMNS 62602, right wings. Scale 10 mm.

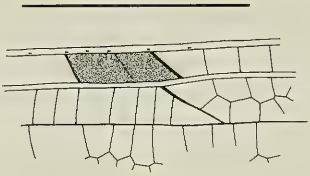


Fig. 27. *Urogomphus nusplingensis* n. sp., ♀ holotype SMNS 62602, left forewing pterostigma. Scale 5 mm.

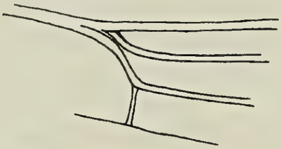


Fig. 28. *Urogomphus nusplingensis* n. sp., ♀ holotype SMNS 62602, right forewing arculus. Without scale.

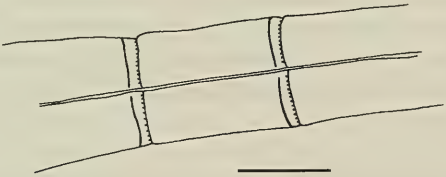


Fig. 29. *Urogomphus nusplingensis* n. sp., ♀ holotype SMNS 62602, abdominal segments. Scale 5 mm.

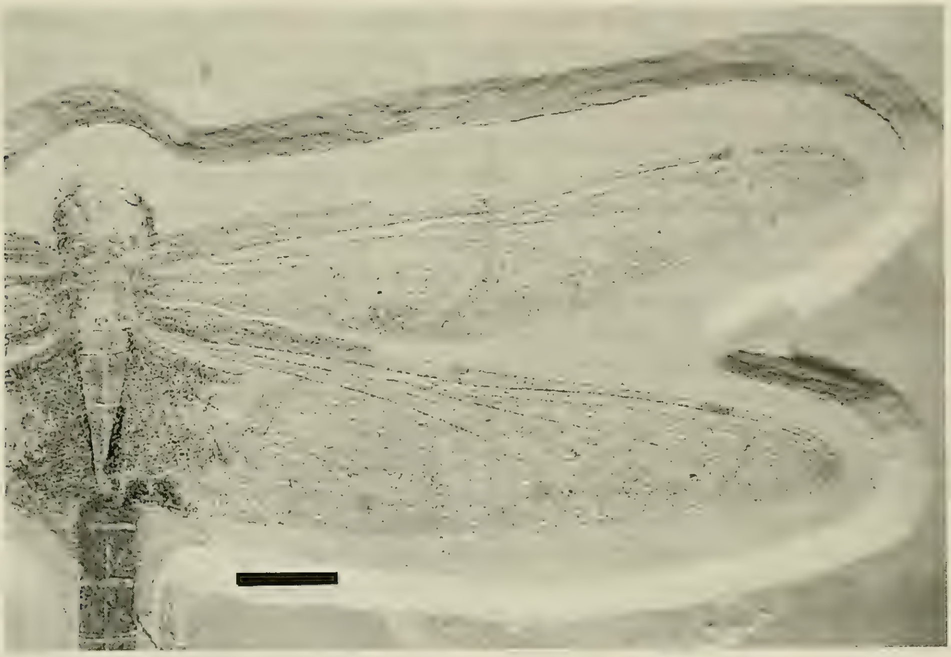


Fig. 30. *Urogomphus nusplingensis* n. sp., ♀ holotype SMNS 62602, right wings. Scale 10 mm.

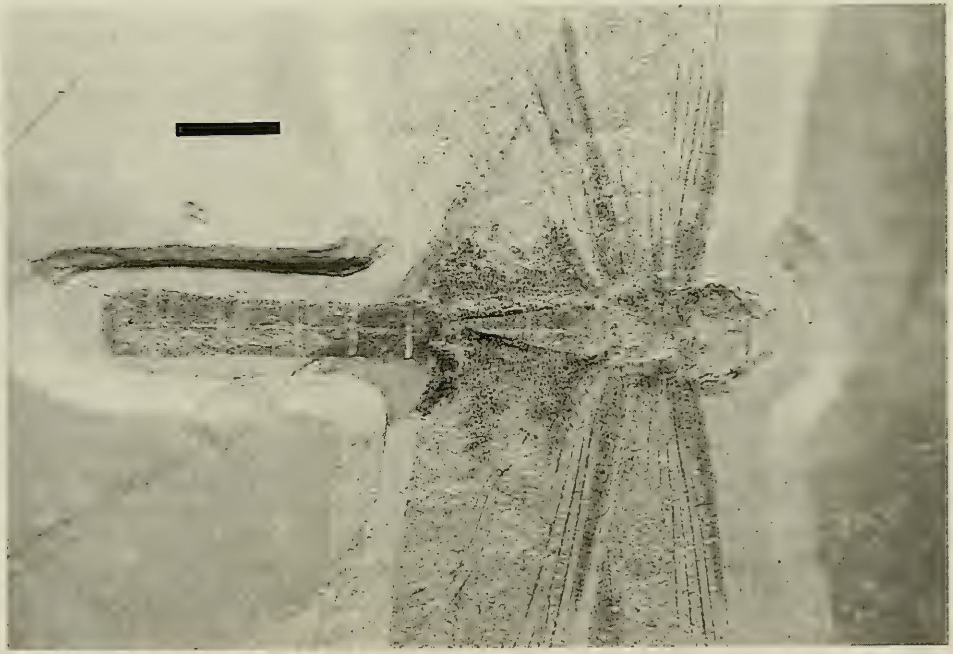


Fig. 31. *Urogomphus nusplingensis* n. sp., ♀ holotype SMNS 62602. Scale 10 mm.

men is organically preserved in ventral aspect, and even the tiny spines on the longitudinal wing veins are visible, as well as the colour pattern of the wings. The anal area and the basal costal area are dark coloured. Since this colour pattern is absolutely symmetrical in both pairs of wings, it clearly is not an artifact of the fossilisation process. The antenodal area near the nodus is sclerotized and dark, looking like a second pterostigma. The wings are flattened without any trace of the original corrugation. The wing venation is dense with numerous cells, but not as dense as in most other aeschnidiid genera (contra fig. 6 in SCHWEIGERT et al. 1996, which does not feature the wing venation correctly), e.g. *Aeschnidium*. Wing span of forewings, 156.7 mm. Even though the specimen is clearly preserved in ventral aspect, the wing articulation is visible (impressed through the thorax). Since no genital organs are visible, and the male and female hindwings have the same shape in Aeschnidiidae (no male anal angle and anal triangle, thus probably also no auricles), it cannot be clearly recognized if it is a male or a female specimen. However, the secondary male genital apparatus should be visible on the referring abdominal segments, especially since they are well-preserved in ventral aspect, and the very broad abdomen also suggests that it is most likely a female specimen.

Body: The head is poorly preserved, but a median cleft of the labium seems to be visible; max. width of head, 10.0 mm; the compound eyes are relatively small and widely separated (but this separation is to be expected in a ventral aspect anyway). The pterothorax is about 9 mm long, but does not show any details. Length of abdominal segment I, 2.3 mm; of segment II, 5.4 mm; of segment III, 12.6 mm (!); of segment IV, 6.1 mm; of segment V, 5.5 mm; of segment VI, 7.5 mm; of segment VII, 6.8 mm; of segment VIII, 5.0 mm; segment IX is only incompletely preserved and segment X with the anal appendages is missing. The hind margins of the abdominal segments and the antecostal sutures bear a row of denticles. The median longitudinal "line" that is visible on the abdomen is not a dorsal carina, but the ventral cleft. Auricles or secondary genital organs are not visible. The fore legs are folded close to the head and only the tarsi are freely visible in front of the head (therefore misidentified as "short antennae" by SCHWEIGERT et al. 1996). The middle and hind legs are not visible.

Forewing: Length, 73.9 mm; width at nodus, 14.5 mm; distance from base to arculus, 5.8 mm; from base to nodus, 34.8 mm; from nodus to pterostigma, 22.7 mm; from pterostigma to apex, 13.6 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 47 % of wing length. Pterostigma in a very basal position, short (max. length, 2.4 mm; max. width, 0.9 mm), covering four cells, and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma); basal side of pterostigma more strongly oblique than distal side; pterostigma maybe traversed by one or two weak crossveins. Antenodal area near nodus sclerotized and dark ("accessory pterostigma"). Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet strongly oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 9.2 mm) in basal postnodal area. Thirty-one postnodal crossveins visible between nodus and pterostigma (total number probably about 33), not aligned with corresponding postsubnodal crossveins. Two rows of cells in distal half of area between RA and RP1 basal of pterostigmal brace vein. Numerous (about 50) antenodal crossveins between costal margin and ScP, not aligned with secondary antenodal crossveins between ScP and RA. Three rows of cells in basal half of antenodal area between costal margin and ScP, but two rows of cells in distal half of this area. Only one row of cells in antenodal area between ScP and RA (except in basal area between Ax0 and Ax1). Two primary antenodal crossveins aligned and distinctly stronger, with about ten or eleven cells between them. Ax1 only 0.6 mm basal of arculus, and Ax2 8.2 mm distal of Ax1, on level of basal side of discoidal triangle. Basal brace Ax0 preserved, and several accessory antenodal crossveins between Ax0 and Ax1 (two rows of cells between costal margin and ScP, and between ScP and RA). Antesubnodal area with numerous crossveins, but without any gap of crossveins near arculus or nodus. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. Nine bridge-crossveins (Bqs) visible (total number probably ten). Numerous antefurcal crossveins between RP and MA basal of midfork. First branching of RP (midfork) 10.2 mm basal of subnodus, and origin of IR2 7.6 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Two oblique veins 'O', one cell (0.8 mm) and eight cells (5.7 mm) distal of subnodus; second oblique vein more strongly oblique than basal one. Rspl well-defined, but short (length about 9.7 mm), and parallel to IR2, with up to four rows of cells between it and IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Five convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened with two to four rows of cells, but again narrowed near wing margin. RP1 and RP2 strongly divergent. Primary IR1 indistinct; pseudo-IR1 very short, originating on RP1 near wing apex, far distal of pterostigma. Area between RP3/4 and MA distally widened with two to three rows of cells, but again narrowed near wing margin. Mspl not preserved. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 5.2 mm; width at posterior wing margin, 14.6 mm) with numerous rows of cells. Hypertriangle very long and narrow (length, 11.7 mm; max. width, 1.1 mm), and divided by numerous crossveins (at least eleven are visible); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse and divided into numerous cells; length of its anterior side, 4.8 mm; of its basal side, 4.8 mm; of its distal side MAb, 6.9 mm; basal side sigmoidally curved, but distal side MAb straight. Median space divided by several parallel crossveins (at least five); submedian space traversed by numerous parallel crossveins (at least fourteen), so that CuP-crossing cannot be distinguished. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a large subdiscoidal triangle that is divided into numerous cells. PsA ends on MP at basal angle of discoidal triangle. MP and CuA distally diverging, separated by two rows of cells (three or four cells near wing margin). MP reaches posterior wing margin slightly basal of level of nodus. CuA with about five well-defined distal posterior branches. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area, 2.1 mm, with probably up to five or six rows of cells. Anal area broad (max. width, 3.2 mm) with about four or five rows of cells between AA and posterior wing margin; anal area with four well-defined, closed, and multicellular pseudo-anal loops basal of subdiscoidal triangle. No membranule visible.

Hindwing: Length, 75.1 mm; max. width near wing base, 20.5 mm; width at nodus, 17.6 mm; distance from base to arculus, 5.8 mm; distance from base to nodus, 33.9 mm; from nodus to pterostigma, 24.2 mm; from pterostigma to apex, 12.7 mm. Nodus of Aeschnidiidae type and situated at about 45 % of wing length. Pterostigma in a very basal position, short but longer than in forewing (max. length, 3.2 mm; max. width, 0.9 mm), probably covering four cells, and distinctly braced by a strong and very oblique brace vein that is slightly displaced distally (not aligned with basal side of pterostigma); basal side of pterostigma more oblique than distal side. Antenodal area near nodus sclerotized and dark ("accessory pterostigma"). Nodal veinlet weakly oblique, but subnodal veinlet strongly oblique. ScP apparently prolonged through nodus by a long pseudo-ScP (length, 7.8 mm) in basal postnodal area. Numerous postnodal crossveins between nodus and pterostigma, not aligned with corresponding postsubnodal crossveins. Two rows of cells in distal half of area between RA and RP1 basal of pterostigmal brace vein. Numerous (about 40) antenodal crossveins between costal margin and ScP, not aligned with secondary antenodal crossveins between ScP and RA. Two rows of cells in complete antenodal area between costal margin and ScP, but only one row of cells in antenodal area between ScP and RA. Two primary antenodal crossveins are aligned and distinctly stronger, with about eleven or twelve cells between them. Ax1 aligned with arculus, and Ax2 8.0 mm distal of Ax1, on level of basal side of discoidal triangle. Basal brace Ax0 preserved, and several accessory antenodal crossveins between Ax0 and Ax1. Antesubnodal area with numerous crossveins, but without any gap of crossveins near arculus or nodus. Arculus weakly defined and angled. RP and MA not fused at arculus, but originating from one place on RA. Two bridge-crossveins (Bqs) visible (total number certainly much higher). Numerous antefurcal crossveins between RP and MA basal of midfork. First branching of RP (midfork) 10.3 mm basal of subnodus, and origin of IR2 7.6 mm basal of subnodus. Base of RP2 aligned with subnodus. Only one oblique vein 'O' visible, two cells (1.7 mm) distal of subnodus; second oblique vein more strongly oblique than basal one. Rspl well-defined, short (length about 11.5 mm), and parallel to IR2, with three rows of cells between it and IR2; Rspl not reaching posterior wing margin, but ending on IR2. Five convex secondary veins originating on Rspl and reaching posterior wing margin. RP2 and IR2 smoothly curved; area between RP2 and IR2 distally gently widened with two to three rows of cells, but again narrowed near wing margin. RP1 and RP2 strongly divergent. Primary IR1 indistinct; pseudo-IR1 very short, originating on RP1 near wing apex, far distal of pterostigma. Area between RP3/4 and MA distally widened with two to four rows of cells, but again narrowed near wing margin. Mspl short but well-defined with up to four or five rows of cells between it and MA. At least three convex secondary veins originating on Mspl and reaching posterior wing margin. Postdiscoidal area distally widened (width near discoidal triangle, 6.0 mm; width at posterior wing margin, 16.0 mm) with numerous rows of cells. Hypertriangle very long and narrow (length, 10.8 mm; max. width, 1.2 mm), and divided by numerous crossveins (at least four are visible); its costal margin is rather straight. Discoidal triangle transverse and divided into sixteen cells, arranged in two "vertical" rows; length of its anterior side, 4.0 mm; of its basal side, 5.3 mm; of its distal side MAb, 7.0 mm; basal side curved, but distal side MAb straight. Median space divided by several parallel crossveins (at least two are visible); submedian space traversed by numerous parallel crossveins (at least seven are visible), so that CuP-crossing cannot be distinguished. Anal vein divided into a well-defined anterior secondary branch PsA and an angled main branch AA, delimiting a very large subdiscoidal triangle that is divided into numerous cells (the apparently very elongate shape is caused by an apparent fusion of subdiscoidal triangle with a pseudo-anal loop, due to the zigzagged and weak posterior side of subdiscoidal triangle). PsA ends on MP slightly basal of discoidal triangle. MP and CuA basally parallel with only one row of cells between them, but distally diverging, being separated by seven small cells along wing margin. MP reaches posterior wing margin slightly basal of level of nodus. CuAa with three well-defined distal posterior branches; CuAb reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl. Basal posterior branches of CuA suppressed, and original cubito-anal area occupied by a concave secondary vein Aspl1 and its posterior branches, alternating with convex intercalary veins. Subdiscoidal veinlet distinct (length, 0.3 mm). Max. width of cubito-anal area (below discoidal triangle), 8.6 mm, with up to twelve rows of cells. Anal area broad (max. width, 14.5 mm) with numerous rows of cells between AA and posterior wing margin; anal area fan-like with several (about six) posterior branches of AA, alternating with concave intercalary veins. Anal loop completely absent, but at least one well-defined pseudo-anal loop basal of subdiscoidal triangle (plus the pseudo-anal loop that is probably fused with subdiscoidal triangle). Neither distinct anal angle, nor anal triangle, but anal margin makes rectangular bend near wing base. No membranule visible.

Discussion: Since this species has all autapomorphies of Aeschnidiidae, and all autapomorphies and diagnostic symplesiomorphies of *Urogomphus*, its attribution to this genus can be regarded as certain. The similar derived pattern of subdiscoidal triangle and pseudo-anal loops in the hindwing, and further derived similarities ("accessory pterostigma" at nodus ?), as well as the similar size, might suggest a sister-group relationship of *U. nusplingensis* n. sp. and *U. eximius*. But this hypothesis is only supported by relatively weak evidence. On the other hand, the presence of more than two rows of cells between ScP and costal margin in the antenodal area of the forewings represents a rather unique and highly derived similarity (strong putative synapomorphy) with *U. giganteus*.

Genus *Bergeriaeschnidia* Nel, Bechly & Martínez-Delclòs, 1996

Type species: *Bergeriaeschnidia inexpectata* Nel, Bechly & Martínez-Delclòs, 1996, by original designation.

Bergeriaeschnidia abscissa (Hagen, 1862) comb. nov.

Figs 32–33

*1862 (*Libellula*) *abscissa*. – Hagen, p. 107.
1906 ? *Urogomphus abscissus* Hagen. – Handlirsch, p. 595.
1932 *Urogomphus abscissus* (Hagen). – Carpenter, pp. 107–108.
1982 *Urogomphus abscissus* (Hagen, 1862). – Schlüter & Hartung, p. 301.
1993 *Urogomphus abscissus* (Hagen, 1862) (Handlirsch, 1906–1908). – Nel & Martínez-Delclòs, p. 56 (placed in Aeschnidiidae? incertae sedis stat. nov.).
1996 *Urogomphus abscissus* (Hagen, 1862). – Nel, Bechly & Martínez-Delclòs, p. 178.
1996 *Bergeriaeschnidia inexpectata* (Hagen, 1862). – Nel, Bechly & Martínez-Delclòs, p. 178 (new synonymy, as junior objective synonym).

Neotype: The holotype must be regarded as lost, since I could neither find it at BSPGM (Munich) where the specimen should be, nor among Hagen's specimens at SMF (Frankfurt), nor in coll. Hagen at MCZ (Cambridge/Mass.). For the reasons discussed below, I here designate specimen no. 6 in coll. Museum Bergér (Eichstätt) as neotype (Fig. 32). This specimen also is the holotype of *Bergeriaeschnidia inexpectata*. A cast is at MNHN (Paris).

Type locality: Solnhofen, southern Frankonian Alb, Bavaria, Germany.

Type horizon: Upper Jurassic, Malm ζ 2b ("oberer Weißjura"), Lower Tithonian, Hybonotum-Zone, Solnhofen Lithographic Limestone.

Further material: Specimen in coll. Leich of the Fossilium (Bochum), figured in

Frickhinger (1994: fig. 245). A third specimen with a wing span of 110 mm is located in the private coll. Bürger (Bad Hersfeld); it is a female with ovipositor and well-preserved head (Fig. 33).

Diagnosis and description. – See Nel, Bechly & Martínez-Delclòs (1996).

Discussion: According to the brief original description of Hagen (1862), *U. abscissus* has a wing span of about 110 mm. Handlirsch (1906) added that it is certainly an Aeschnidiidae and that the wing length is about 60 mm, but that the attribution to the genus *Urogomphus* is questionable. Since the wings of Aeschnidiidae have numerous unique diagnostic features, it can be regarded as highly probable that Handlirsch's attribution, which was obviously based on a re-examination of the type specimen, is correct. Except *U. abscissus* there are five species of Aeschnidiidae known from the Solnhofen Limestone. *Aeschnidium densum* has a forewing length of about 40–45 mm; *Malmaeschnidium mayeri* has a forewing length of 68 mm; *Urogomphus eximius* (= *Lithoaeschnidium viohli*) has a forewing length of 68–78 mm; and *Urogomphus giganteus* has a forewing length of about 93 mm. Since the wing span of *Malmaeschnidium mayeri* is about 140 mm (instead of 110 mm), the statement by Nel & Martínez-Delclòs (1993: 62), that these two taxa shall be of similar size and might be conspecific, has to be regarded as dubious. The only known aeschnidiid genus from this locality that indeed has a compatible wing length is *Bergeriaeschnidia inexpectata*. With a forewing length of 56 mm the holotype exactly corresponds to the stated wing span in the original description of *U. abscissus*.

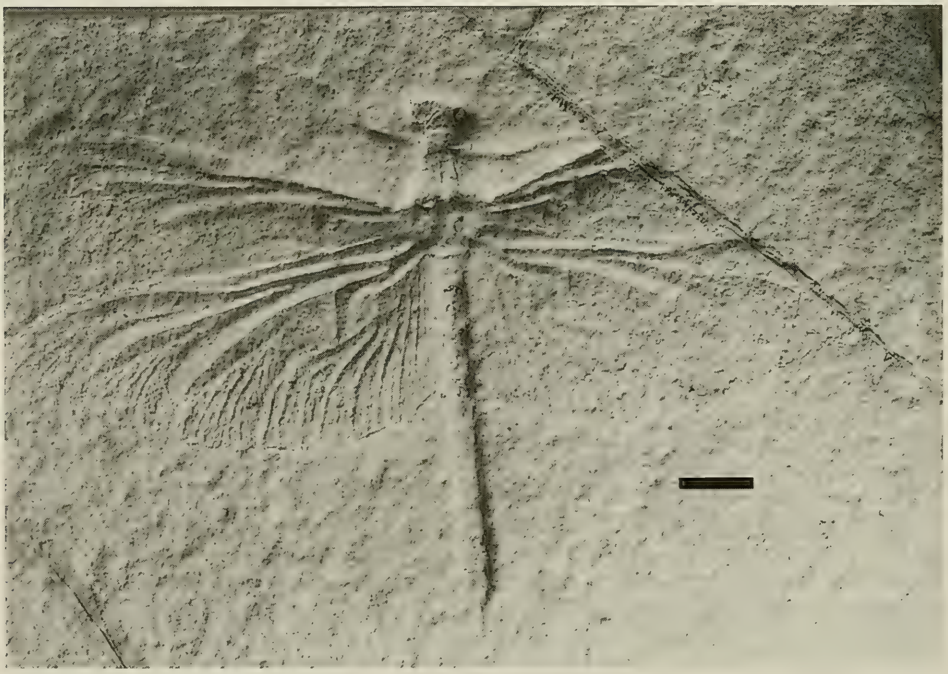


Fig. 32. *Bergeriaeschnidia abscissa* comb. nov., ♀ neotype Mus. Bergér no. 6. Scale 10 mm (photo by X. Martínez-Delclòs).

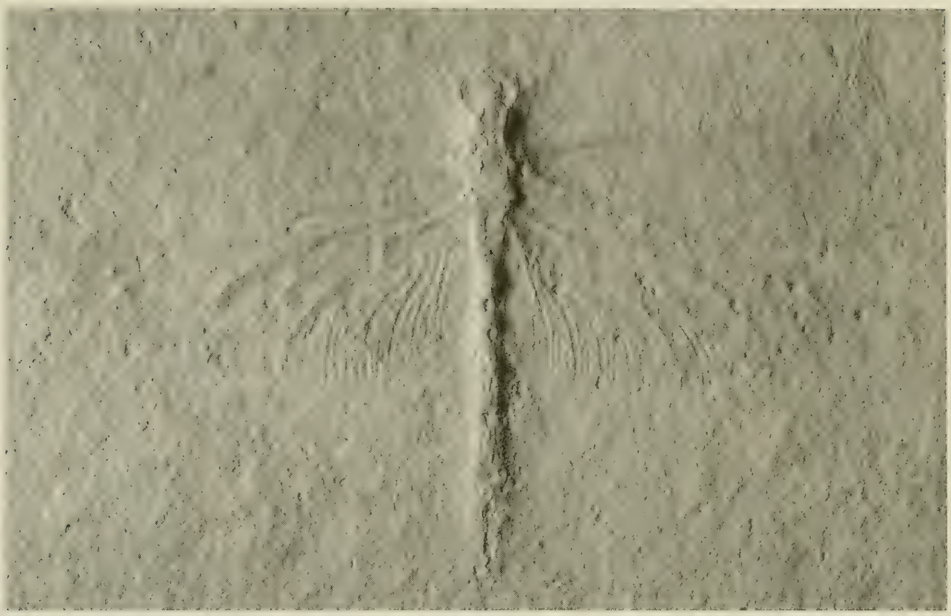


Fig. 33. *Bergeriaeschnidia abscissa* comb. nov., ♀ coll. Bürger without no. Scale unknown (photo by K.A. Frickhinger).

Most likely these two taxa are indeed conspecific. Since the holotype of *U. abscissus* is lost, and the original description is consistent with such a decision (Art. 75 IRZN), I here designate the holotype of *Bergeriaeschnidia inexpectata* as neotype of *U. abscissus*, to prohibit future taxonomic confusion. According to this revision of the genus *Urogomphus* and the original description of *Bergeriaeschnidia*, there can be no doubt that these two genera are distinct and justified. They are not even closely related within Aeschnidiidae, since *Urogomphus* has several plesiomorphies that are absent in *Bergeriaeschnidia* and some other aeschnidiid genera (e.g. broader discoidal triangles and a less dense cross-venation). Consequently, the valid name for *Urogomphus abscissus* is *Bergeriaeschnidia abscissa* comb. nov.

4. Phylogenetic position of Aeschnidiidae

Until recently, the aeschnidiids have been classified as a subfamily of Cordulegastridae. This classification was suggested by Fraser (1957), but was only based on the similar elongated ovipositor (clearly a convergence). Carpenter (1992) also regarded Aeschnidiidae as closely related to Cordulegastridae.

Carle & Wighton (1990) suggested a separate superfamily Aeschnidioidea, which they regarded to be the sistergroup of extant Anisoptera. However, their conclusion was mainly based on invalid arguments, since they incorrectly regarded the weakly developed arculus, nodus, and pterostigmata as plesiomorphies of Aeschnidiidae with "protodonates". Bechly (1996, 1997) demonstrated that this conclusion is not tenable, since it would imply numerous convergent developments of these complex structures in the stemgroup of Odonata, in Zygoptera, in Epiophlebiidae, and in several groups of fossil "anisozygopteres".

Nel & Martínez-Delclòs (1993) made a preliminary numerical cladistic analysis of Anisoptera, which could not convincingly resolve the position of Aeschnidiidae. Trueman (1996) also made a numerical cladistic analysis, in which Aeschnidiidae (represented by *Wightonia*) were resolved within crowngroup Anisoptera (between Petaluridae and the remaining Anisoptera). Lohmann (1996) attributed Aeschnidiidae to the stemgroup of Anisoptera, but did not mention any arguments.

Bechly (1996, 1997) recently demonstrated several flaws in these previous phylogenetic analyses, which were mostly based on incorrectly polarised and homologised characters without appropriate character weighting. Based on a thorough phylogenetic systematic analysis of many characters, Bechly (1996) suggested a sistergroup relationship of Liassogomphidae and Aeschnidiidae (= Aeschnidioptera Bechly, 1996) with crowngroup Anisoptera. Bechly (1997) slightly modified this hypothesis, and placed Aeschnidiidae closer to crowngroup Anisoptera than Liassogomphidae. This position is also confirmed by this study.

Synapomorphies of Liassogomphidae, Aeschnidiidae and crowngroup Anisoptera (autapomorphies of Pananisoptera Bechly, 1996): Sharp Z-like kink of [M + Cu] at the basal side of the discoidal triangle in both wings; the origin of the RP1/2 on the RP is of the secondary type of junction (no equal bifurcation but a suture), at least on the dorsal surface of the hindwings; primary IR1 shortened and less straight and distinct in both pairs of wings (reversed in Petalurida and Austropetaliida); short convex secondary vein pseudo-IR1 developed that is originating as apparent branch on RP1 near the distal end of the pterostigma (fused with the vestigial primary IR1 in many recent Anisoptera of different families); the cubito-anal area of the hindwings is further expanded; distinct pseudo-anal vein PsA delimits a subdiscoidal triangle in both wings (in the groundplan); male hindwings with the anal triangle narrowed (transverse elongate in contrary to Heterophlebioptera); presence of a secondary posterior branch AA1b of the anal vein between the distal side of the anal triangle (AA2b) and CuAb; RP2 strictly aligned with subnodus; the adult insects are resting with the wings strictly horizontally outstretched (except the two highly derived extant libelluloid genera *Cordulephya* and *Zenithoptera*).

Synapomorphies of Aeschnidiidae and crowngroup Anisoptera (autapomorphies of Neoanisoptera taxon nov.; plesiomorphic absent in Liassogomphidae): Discoidal triangles are strictly triangular in both wings, since the triangular vein which divides the discoidal cell into triangle and hypertriangle ends precisely at the distal angle of the triangle (convergent to Stenophlebiidae; reversed in a few derived species of extant gomphids, cordulephyids and libellulids); well-defined pseudo-anal vein PsA delimits a subdiscoidal triangle in both wings (in the groundplan); presence of a second accessory oblique vein 'O' between RP2 and IR2 distal of the lestine oblique vein (convergent to *Selenothemis*, *Oreophlebia*, and *Xanthohypsa*; suppressed in most extant Anisoptera).

Synapomorphies of all crowngroup Anisoptera (plesiomorphic absent in Liassogomphidae and Aeschnidiidae): Hindwings with a well-defined anal loop (divided into four or five cells in the groundplan) that is posteriorly closed and basally limited by a secondary branch of AA (AA1b) and distally by CuAb; pterostigmata more strongly elongated in the groundplan (very homoplastic character); hindwing base with distinct membranule, derived from the articular membrane and axillary cord (more probably a symplesiomorphy, since a distinct membranule is at least known from some Isophlebioptera, too); male second abdominal segment with a pair of lateral swellings of the antecostal suture (auricles) (reduced in all those Anisoptera that have also reduced the anal angle and anal triangle, e.g. Anacina and Libellulidae; thus maybe a symplesiomorphy, since auricles could well be secondary absent in Aeschnidiidae due to the same reason).

Aeschnidiidae belong to those odonate taxa with the most numerous autapomorphies, especially in the wing venation. Putative autapomorphies of Aeschnidiidae include: Discoidal triangles strongly transverse in both pairs of wings, and widely separated from arculus; hypertriangles very long and narrow; PsA and subdiscoidal triangles hypertrophied in both wings; both pairs of wings with a characteristic row of several (!) very distinct pseudo-anal loops beneath the anal vein that are limited by forward slanting secondary branches of AA (one such loop is also present in the forewing of some Stenophlebiidae and in Liassogomphidae, and might therefore represent a symplesiomorphy); basal accessory antenodals present between Ax0 and Ax1; arculus very close to Ax1 or even aligned with it; Ax2 basal of discoidal triangle; arculus weakly defined (reduction); nodal furrow strongly reduced (convergent to Epiophlebiidae and Stenophlebiidae); pseudo-ScP developed in the postnodal area; primary IR1 suppressed; areas between RP2 and IR2, and between RP3/4 and MA, distally widened, but again narrowed near wing margin; hindwing CuAa with max. three distal posterior branches; CuAb is reduced to an "oblique crossvein" between CuA and Aspl (Nel & Martínez-Delclòs 1993); most of the original cubito-anal area is occupied by a concave secondary vein Aspl1 with numerous parallel posterior branches, alternating with convex intercalary veins (area of CuA strongly reduced); well-defined Rspl and Mspl present in both pairs of wings (convergent to Aeshnoptera and some Eurypalpida); hindwing AA with more than four parallel posterior branches, alternating with concave intercalary veins (anal supplements Aspl), thus anal area distinctly fan-like; anal margin of male hindwing of same shape as in female hindwing, without any anal angle or anal triangle (reversal); pterostigmata shifted basally (convergent to Isophlebiidae and Anacina) and more or less reduced (shortened and traversed by crossveins); very dense wing venation with numerous cells (convergent to Aktassiidae), and all wing spaces (e.g. median space, submedian space, discoidal triangle, and hypertriangle, etc.) traversed by numerous crossveins; wings totally or partly dark coloured; hindwings hardly shorter, or even slightly longer than forewings; abdomen distinctly shorter than wing length; female ovipositor hypertrophied; larval paraprocts (not the cerci!) strongly hypertrophied and forcep-like (Bechly 1998, Bechly et al. 1998, Fleck et al. in prep.).

The abdomen of *Urogomphus* and the other Aeschnidiidae is very short and stout, and especially the female abdomen is very broad. This structure of the abdomen seems to be a mixture of "primitive" (plesiomorphic) and derived (apomorphic) character states. Since nearly all other odonates have an abdomen that is much longer, compared to the wing length, this shortening must be regarded as an autapomorphy of Aeschnidiidae. On the other hand, the very broad female abdomen is also present in Isophlebiidae (basal stemgroup representatives of Anisoptera) and Petalurida (most basal representative of crowngroup of Anisoptera) and therefore rather seems to be a symplesiomorphy of these taxa.

5. The ovipositor of Aeschnidiidae

A very long ovipositor is meanwhile known from the basal genus *Urogomphus* (= *Lithoaeschnidium*), as well as the more derived genera *Aeschnidium*, *Malmaeschnidium*, *Bergeriaeschnidia*, and *Wightonia* (Nel & Martínez-Delclòs 1993; Bechly 1998), and therefore has to be regarded as a derived groundplan character (autapomorphy) of Aeschnidiidae. Nel & Martínez-Delclòs (1993: 83–84) regarded this ovipositor as a pseudo-ovipositor, similar but convergent to that of Cordulegastridae, i.e. mainly formed by the hypertrophied valvulae 1 (= gonapophyses VIII), while the valvulae 2 (= gonapophyses IX) are much shorter, and valvulae 3 (gonocoxa IX with gonostylus) are even completely reduced. I regard the referring specimens as too poorly preserved to be really certain about the detailed structure of the ovipositor, even though it is reasonable to assume that the left and right valvula 3, which together serve as a kind of ovipositor-sheath in Anisoptera, would not be useful for an ovipositor with extremely elongated gonapophyses. It can only be stated that Aeschnidiidae had an ovipositor with one or two pairs of very long gonapophyses, and that valvula 3 (if still present at all) did not extend the abdomen. Contrary to Fraser (1957), I suggest to restrict the term "pseudo-ovipositor" to an ovipositor-like structure that is not formed by the gonapophyses (valvulae 1 and 2), but by a secondary outgrowth of the female vulvar scale, as in the extant libellulid genus *Uracis* for example.

The very long ovipositor of Aeschnidiidae was certainly not suited for endophytic oviposition in plant tissues. On the other hand, all extant dragonflies with an exophytic oviposition in open water (gomphids and libelluloids) do have a strongly reduced ovipositor. Only Cordulegastridae have a similar ovipositor which is adapted to endosubstratic oviposition. Therefore, I presume that Aeschnidiidae, as well as Tarsophlebiidae and Steleopteridae, did have a similar mode of oviposition in soft substrates, like mud.

It is remarkable, that among the fossil insects known from Solnhofen Limestone there are three unrelated subgroups of Odonata with such a very long ovipositor: Tarsophlebiidae (according to Bechly 1996 the sistergroup of crowngroup Odonata), Steleopteridae (either a basal calopterygoid Zygoptera, or an epiophlebioid "Anisozygoptera"), and Aeschnidiidae ("advanced" stemgroup representative of Anisoptera). A recent re-preparation of the holotype of the Carboniferous dragonfly *Erasipteroides valentini* revealed a very long ovipositor, too (Bechly, Brauckmann & Zessin, in prep.). These facts seem to indicate that the elongated ovipositor belongs to the groundplan of Odonata and therefore represents a symplesiomorphy of the mentioned taxa. However, the ovipositor of extant Zygoptera, Epiophlebiidae, and basal Anisoptera is very similar, and completely corresponds to the type of ovipositor in the groundplan of Pterygota (thus not prolonged). Kukalová-Peck (1991) also reported this normal type of ovipositor for undescribed specimens of Meganisoptera ("protodonates"). Therefore, I preliminarily regard the elongated ovipositor of Tarsophlebiidae (Nel et al. 1993), Steleopteridae (Nel, Bechly & Martínez-Delclòs in prep.), and Aeschnidiidae as a triple convergence, due to adaptation to a particular (though unknown) palaeo-habitat.

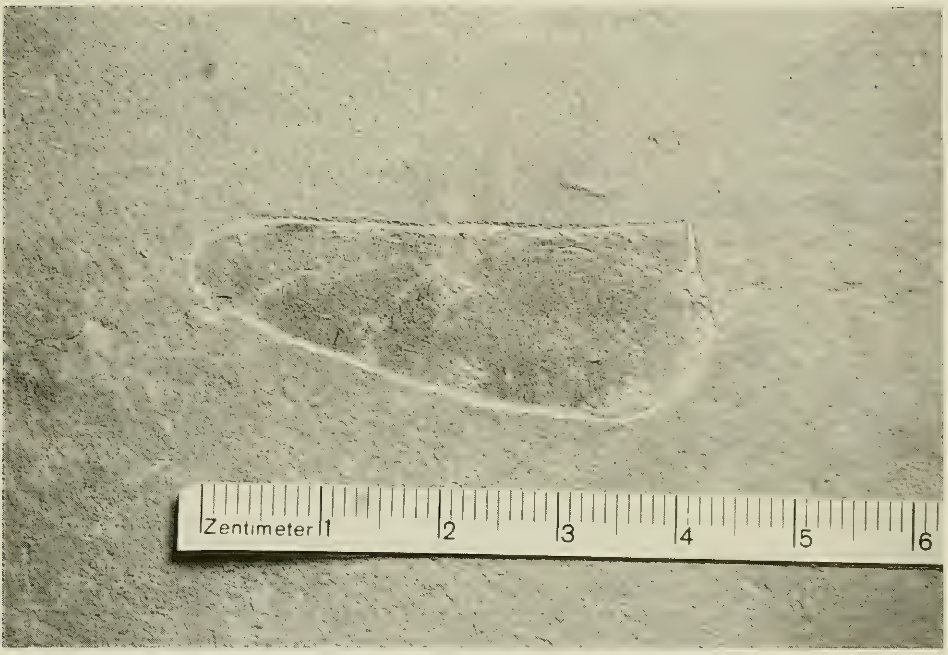


Fig. 34. *Aeschnidium densum*, SMNS 62661, plate. Scale as indicated by rule.

6. Possible explanation for the extinction of Aeschnidiidae

The Aeschnidiidae have been one of the most diverse subgroups of odonates in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous, with about 25 known species (incl. a few yet unnamed species). Aeschnidiidae had a world-wide distribution, since they are recorded from all continents except North America. However, this group is extinct now, and there are no known records from the Upper Cretaceous or Tertiary either. NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993: 97) regarded the reasons for the disappearance of Aeschnidiidae as particularly mysterious. What might have been the "mysterious" reasons for the decline of this, once flourishing group, in the late Mesozoic? I believe that their decline and extinction was directly caused by the evolution of modern (crowngroup) birds in the Upper Cretaceous. At least it is evident that the last known Aeschnidiidae existed in the Lower Cretaceous, while the first crowngroup representatives of birds appeared in the Upper Cretaceous. Of course this correlation alone would not be sufficient evidence.

Fortunately there is further evidence from the morphology of aeschnidiid wings. These wings show reductions of several structures that are directly related with a powerful flapping flight, such as the pterostigma, the nodus, and the arculus (BECHLY 1996). Furthermore, the wings show typical adaptations for gliding, such as the strongly expanded anal area and the very transverse discoidal triangles. The latter are known to support the generation of camber (WOOTTON 1991), which is a property that is more useful for gliding than for flapping flight. Thus, it seems well reasonable to assume that Aeschnidiidae were highly adapted for gliding, but have been relatively slow and clumsy in active flight. This over-specialization made these animals to an easy prey for larger aerial predators. They were obviously swift enough to escape the few insectivorous pterosaur species, but probably not swift enough to escape the numerous insectivorous modern birds. This hypothesis is even strengthened by the circumstance that most aeschnidiids have been rather large insects (wing span 60–200 mm, most species with a wing span of more than 100 mm). BECHLY (1995, 1996), furthermore, predicted that the wings of Aeschnidiidae have been coloured, because extant odonates with a comparably dense wing venation mostly have dark coloured wings (e.g. *Calopteryx* or *Neurothemis*). This speculation is now definitely confirmed, since the new *Urogomphus* species from Nusplingen has a distinct colour pattern preserved (see above), while the *Aeschnidium densum* specimen from Nusplingen (Fig. 34) proves that the wings of this species have been entirely coloured (an artifact is unlikely since the *Cymatophlebia* specimen from the same locality does not have dark wings, while the *Urogomphus* specimen shows a symmetrical colour pattern in both pairs of wings). Preserved colour pattern is also known from *Lleidoaeschnidium valloryi* (five brown bands) (very well visible in TISCHLINGER 1996: fig. 13), *Nannoaeschnidium pumilio* (partly coloured wings) and *Gigantoaeschnidium ibericum* (totally dark coloured wings), even though NEL & MARTÍNEZ-DELCLÒS (1993) still considered the possibility that in the latter species the coloration might also be secondary, due to the fossilization process.

To sum up: Aeschnidiidae were generally large insects, with conspicuously coloured wings, and highly adapted for gliding flight. Such insects have been the perfect candidates to become exterminated by swift insectivorous birds. The same might have happened to most "anisozygopteres" that only survived the Mesozoic with two extant relic species of the genus *Epiophlebia*. Only two lineages of Odonata could prosper after the evolution of modern birds: The Zygoptera that are adapted for slow manoeuvring flight between dense vegetation (hide-and-seek strategy), and crowngroup Anisoptera that are adapted to very fast flight, correlated with a much improved vision (watch-and-escape strategy). Extant Libellulidae are very good gliders, too, but did not reduce their flapping flight capabilities at all (no reductions of pterostigma, nodus, or arculus).

It is quite probable that predation by aerial vertebrates also exterminated the giant pterygote insects of the Palaeozoic. These large flying insects (Palaeodictyoptera, Odonatoptera – "Protodonata", and Ephemeroptera) are only known from the Carboniferous and Permian, when actively flying vertebrates were completely absent. Under these circumstances insects could grow to the maximum size that was physically possible (constraint), in a co-evolution of phytophagous prey insects (e.g. Palaeodictyoptera) and insectivorous predatorial insects ("protodonates"). With the rise of pterosaurs in the Triassic all those giant pterygotes disappeared and never reappeared.

7. Acknowledgements

I am most grateful to Dr G. DIETL and Dr G. SCHWEIGERT (SMNS, Stuttgart), Dr G. VIOHL (JME, Eichstätt), Dr H. MAYR (BSPGM, Munich), Dr G. PLODOWSKI (SMF, Frankfurt), Dr E. PIETRZENIUK (MNHB, Berlin), Mr H. LEICH (Fossilium, Bochum), and Dr P. PERKINS (MCZ, Cambridge) for their friendly support of my studies at the referring museum collections. I also thank Mr D. KÜMPEL (Wuppertal) for the permission to study the material in his private collections. I thank Mr K. A. Frickhinger (Emmering) for the friendly permission to use two of his photos for this publication, Prof. X. Martínez-Delclòs (Univ. Barcelona) for a photo of the holotype of *Bergeriaeschnidia inexpectata*, and Dr A. Nel (MNHN, Paris), MSc G. Fleck (MNHN, Paris), and Dr E. Weber (Univ. Tübingen) for inspiring discussions. Finally my thanks are due to Dr G. Bloos (SMNS, Stuttgart) for his careful proof-reading of this manuscript.

This publication is part of my PhD thesis on the phylogeny of dragonflies at the Eberhard-Karls-University in Tübingen, and was supported from 1996–1998 by the "Graduiertenförderung" (LGraFöG) of the State Baden-Württemberg (Germany).

8. References

Bechly, G. (1995): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **1**: 1–341; Böblingen.

– (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata), unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. – Petalura, spec. vol. **2**: 1–402; Böblingen.

– (1997): Phylogenetic Systematics of Odonata. – Website on the Internet (URL: http://members.aol.com/odonatadat/phylogeny/bechly.htm).

– (1998): New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata). – Stuttgarter Beitr. Naturk., B, **264**: 66 pp., 39 figs; Stuttgart.

Bechly, G., Nel, A., Martínez-Delclòs, X. & Fleck, G. (1998): Four new dragonfly species from the Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemeroscopidae, Sonidae, and Proterogomphidae fam. nov.). – Odonatologica, **27/2**: 149–187; Bilthoven.

Bechly, G., Brauckmann, C. & Zessin, W. (in prep.): Neue Erkenntnisse zur Morphologie der ältesten Libellen (Insecta: Odonatoptera) aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (Deutschland).

Borucki, H. (1996): Evolution und Phylogenetisches System der Chilopoda (Mandibulata, Tracheata). – Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, N.F. **35**: 95–226; Hamburg.

Carle, F.L. (1995): Evolution, taxonomy, and biogeography of ancient Gondwanian Libelluloids, with comments on anisopterid evolution and phylogenetic systematics (Anisoptera: Libelluloidea). – Odonatologica, **24/4**: 383–424; Bilthoven.

Carle, F.L. & Wighton, D.C. (1990): Odonata. – *In*: Grimaldi, D.A. (Ed.): Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **195**: 51–68; New York.

Carpenter, F.M. (1932): Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. – Ann. Carn. Mus., **21**: 97–129; Pittsburgh.

– (1992): Superclass Hexapoda. – *In*: Moore, R.C. & Kaesler, R.L. (Eds): Treatise on Invertebrate Paleontology. (R), Arthropoda 4, 3–4. xxii + 655 pp.; Boulder & Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas).

Cowley, J. (1934): The types of some genera of Odonata. – The Entomologist, **67**: 249–253; London.

Deichmüller, J.V. (1886): Die Insecten aus dem lithographischen Schiefer im Dresdener Museum. – Mitt. k. min.- geol. praehist. Mus. Dresden, **37**: i-x, 1–84, pls 1–5; Cassel.

De Queiroz, K. & Gauthier, J. (1990): Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. – Syst. Zool., **39/4**: 307–322; Washington.

– (1992): Phylogenetic taxonomy. – Annu. Rev. Ecol. Syst., **23**: 449–480; Palo Alto.

Dietl, G. (1995): Der Plattenkalk von Nusplingen. – *In*: Härter, M. & Schmidt-Geibel, N. (Eds): Zollernalbkreis – Ein starkes Stück Baden-Württemberg. pp. 218–219; Balingen (Daniel).

Dietl, G., Kapitzke, M. & Rieter, M. (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk

(Weißer Jura ζ, Ober-Kimmeridgium) der südwestlichen Schwäbischen Alb – ein Zwischenbericht. – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **151**: 107–126; Stuttgart. – [1995a]

– (1995): Neue Grabungen im Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura zeta) der Schwäbischen Alb. – Fossilien, **12/3**: 170–174; Korb. – [1995b]

Fleck, G., Bechly, G. & Nel, A. (in prep.): The aeschnidiid larvae (Odonata: Aeschnidiidae).

Fraser, F.C. (1957): A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. – Handb. R. zool. Soc. N.S.W., **12**: 1–133; Sydney.

Frickhinger, K.A. (1985): Libellen. – Fossilien, **2/6**: 259–264; Korb.

– (1994): Die Fossilien von Solnhofen. 336 pp.; Korb (Goldschneck).

Germar, E.F. (1839): Die versteinerten Insecten Solenhofens. – Nov. Acta physico-med. Acad. Leop.-Carol., **19/1**: 187–222; Halle.

Hagen, H. (1848): Die fossilen Libellen Europas. – Stett. ent. Z., **9**: 6–13; Stettin.

– (1862): Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. – Palaeontographica, **10**: 96–145, pls 13–15; Cassel.

Handlirsch, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. ix + 1430 pp., 51 pls; Leipzig (Engelmann).

Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – Urbana (Univ. Illinois Press).

– (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. 436 pp.; Frankfurt a.M. (Kramer).

Kirby, F. (1890): Appendix I. Fossil Odonata. – *In*: A synonymic catalogue of Neuroptera Odonata. pp. 165–176; London (Gurney & Jackson).

Kukalová-Peck, J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. – *In*: Naumann, I. D. (Ed.): The insects of Australia, a textbook for students and research workers (2nd ed.). vol. **1**: 141–179; Melbourne (Melbourne University Press).

Lohmann, H. (1996): Das Phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). – Entomologische Zeitschrift, **106/6**: 209–252 (first part); **106/7**: 253–296 (second part); **106/9**: 360–367 (first postscript); Frankfurt a.M.

Malz, H. & Schröder, H. (1979): Fossile Libellen – biologisch betrachtet. – Kleine Senckenberg-Reihe, **9**: 1–46; Frankfurt a.M.

Meunier, F. (1898): Les insectes des temps secondaires, revue critique des fossiles du musée paléontologique de Munich. – Arch. Mus. Teyler, (2), **6/2**: 89–149, pls 1–30; Haarlem.

Needham, J.G. (1903): A genealogic study of the dragonfly wing venation. – Proc. U.S. natl. Mus., **26**(1331): 703–764.

Nel, A., Bechly, G. & Martínez-Delclòs, X. (1996): A new genus and species of Aeschnidiidae (Insecta: Odonata: Anisoptera) from the Solnhofen Limestone, Upper Jurassic, Germany. – Senckenbergiana lethaea, **76/1/2**: 175–179; Frankfurt a.M.

Nel, A. & Martínez-Delclòs, X. (1993): Essai de révision des Aeschnidioidea (Insecta, Odonata, Anisoptera). – Cahiers Paléont., **1993**: 1–99; Paris.

Nel, A., Martínez-Delclòs, X., Paicheler, J.-C. & Henrotay, M. (1993): Les “Anisozygoptera” fossiles. Phylogénie et classification. (Odonata). – Martinia, Numéro horssérie, **3**: 1–311; Bois-d’Arcy.

Pritykina, L.N. (1977): New dragonflies from Lower Cretaceous deposits of Transbaikalia and Mongolia. – Trudy sovm. sov.-mongol. paleont. Eksped., **4**: 81–96. – [In Russian]

– (1986): Two new dragonflies from the Lower Cretaceous deposits of West Mongolia (Anisoptera: Sonidae fam. nov., Corduliidae). – Odonatologica, **15/2**: 169–184; Bilthoven.

Riek, E.F. (1976): A new collection of insects from the Upper Triassic of south Africa. – Ann. Natal Mus., **22/3**: 791–820; Pietermaritzburg, etc.

Riek, E.F. & Kukalová-Peck, J. (1984): A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters states in pterygote wings. – Can. J. Zool., **62**: 1150–1166; Ottawa.

Rohdendorf, B.B. (Ed.) et al. (1962): Tschlenistonogie. – Tracheinye i Chelitzerowye. – *In*: Osnowy Palaeontologii, **9**; Moscow.

Schlüter, T. & Hartung, M. (1982): *Aegyptidium aburasiensis* gen. nov., spec. nov. (Aeschnidiidae) und *Gondvanogomphus bartheli* gen. nov., spec. nov. (Gomphidae) aus mutmasslicher Unterkreide Südwest-Ägyptens (Anisoptera). – Odonatologica, **11/4**: 297–307; Bilthoven.

SCHWEIGERT, G., DIETL, G., KAPITZKE, M., RIETER, M. & HUGGER, R. (1996): Libellen aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Wüttemberg). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (B), **236**: 1–12; Stuttgart.

TISCHLINGER, H. (1996): Plattenkalk-Libellen – Belege für ein Trockenfallen? – Fossilien, **13**/5: 289–300; Korb.

TRUEMAN, J.W.H. (1996): A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. – Odonatologica, **25**/1: 59–72; Bilthoven.

WÄGELE, J.W. (1994): Review of methodological problems of "computer cladistics" exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea: Isopoda). – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch., **32**: 82–107; Hamburg, etc.

WEYENBERGH, H. (1869): Sur les insectes fossiles du calcaire lithographique de la Bavière, qui se trouvent au Musée Tyler. – Arch. Mus. Tyler, **2**: 247–294, pls 34–38; Haarlem.

WILLMANN, R. (1989): Palaeontology and the systematization of natural taxa. – *In*: SCHMIDT-KITTLER, M. & WILLMANN, R. (Eds): Phylogeny and the classification of fossil and recent organisms. – Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, N.F. **28**: 267–291; Hamburg.

WOOTTON, R.J. (1991): The functional morphology of the wings of Odonata. – Adv. Odonatology, **5**: 153–169; Paris.

Author's address:

Dipl.-Biol. Günter Bechly, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Sigwartstr. 10, D-72076 Tübingen, Germany.
E-mail: Guenter.Bechly@t-online.de or GBechly@aol.com

ISSN 0341-0153

Schriftleitung: Dr. Gert Bloos, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-72072 Tübingen

1
S937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

SMITHSON
MAR 22 1999
LIBRARIES

Herausgeber:
Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Nr. 245–270

Schriftleiter:
Gert Bloos

Stuttgart
1997–1998

ISSN 0341-0153

Die Arbeiten Nr. 245–270 umfassen 979 Druckseiten und enthalten 100 Tafeln, 243 Abbildungen, 1 Bildnis und 64 Tabellen.

ISSN 0341-0153

Schriftleitung:
Dr. Gert Bloos, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart (Museum am Löwentor),
Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Bestellung und Verkauf (auch von Einzelheften):
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Gesamtherstellung:
Nr. 245–247: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-91413 Neustadt an der Aisch
Nr. 248–270: Gulde-Druck GmbH, Hechinger Str. 264, D-72072 Tübingen

Inhalt

Nr. 245–270

245 Dietze, V., Krieger, Th. & Schweigert, G.: Über *Oecoptychius subrefractus* (Buckman), *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) und *Polysphinctites secundus* (Wetzel) (Ammonoidea) aus dem Unter-Bathonium (Mittlerer Jura) der Oberpfalz (Nordost-Bayern, Süddeutschland). – [On *Oecoptychius subrefractus* (Buckman), *Asphinctites tenuiplicatus* (Brauns) and *Polysphinctites secundus* (Wetzel) (Ammonoidea) from the lower Bathonian (Middle Jurassic) of the Oberpfalz area (NE-Bavaria, Germany)] 25 S., 3 Taf., 2 Abb.; 1997.

246 Schweigert, G.: Die Ammonitengattungen *Simocosmoceras* Spath und *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) im süddeutschen Oberjura. – [The ammonite genera *Simocosmoceras* Spath and *Pseudhimalayites* Spath (Aspidoceratidae) in the Late Jurassic of Southern Germany.] 29 S., 5 Taf., 2 Abb., 2 Tab.; 1997.

247 Schweigert, G. & Callomon, J. H.: Der *bauhini*-Faunenhorizont und seine Bedeutung für die Korrelation zwischen tethyalem und subborealem Oberjura. – [The *bauhini* faunal horizon and its correlation value in the Tethyan and Subboreal Late Jurassic.] 69 S., 7 Taf., 10 Abb.; 1997.

248 Maisch, M. W. & Hungerbühler, A.: Revision of *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. Huene, 1931), a large ichthyosaur from the Lower Pliensbachian (Lower Jurassic) of Nürtingen, South Western Germany. 11 pp., 1 fig.; 1997.

249 Borkent, A.: Upper and Lower Cretaceous Biting Midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Hungarian and Austrian Amber and the Koonwarra Fossil Bed of Australia. 10 pp., 2 figs.; 1997.

250 Ducroque, S.: The anthracotheriid genus *Bothriogenys* (Mammalia, Artiodactyla) in Africa and Asia during the Paleogene: phylogenetical and paleobiogeographical relationships. 44 pp., 13 figs., 5 tabs.; 1997.

251 Janz, H.: Die Ostrakoden der *kleini*-Schichten des miozänen Kratersees von Steinheim am Albuch (Süddeutschland). 101 S., 13 Taf., 28 Abb., 41 Tab.; 1997.

252 Urlichs, M.: Die Gattung *Ceratites* (Ammonoidea) aus dem Muschelkalk der Provence (Mitteltrias, Südost-Frankreich). – [The genus *Ceratites* (Ammonoidea) from the Muschelkalk of the Provence (Middle Triassic, SE-France).] 12 S., 5 Abb.; 1997.

253 Urlichs, M. & Kurzweil, W.: Erstnachweis von *Flexoptychites* (Ammonoidea) aus dem Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Nordwürttembergs. – [First record of *Flexoptychites* (Ammonoidea) from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic) of Northern Württemberg.] 8 S., 3 Abb.; 1997.

254 Schweigert, G. & Dietl, G.: Ein fossiler Hundertfüßler (Chilopoda, Geophilida) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Südwestdeutschland). – [A fossil centipede (Chilopoda, Geophilida) from the Lithographic Limestone of Nusplingen (Upper Jurassic, SW Germany).] 11 S., 5 Abb.; 1997.

255 Stefen, C.: *Steneofiber eseri* (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen. – [*Steneofiber eseri* (Castoridae, Mammalia) from the Westtangente near Ulm in comparison with other beaver assemblages.] 73 S., 1 Taf., 43 Abb., 7 Tab.; 1997.

256 Duffin, Ch., J.: The dentition of *Hybodus hauffianus* Fraas, 1895 (Toarcian, Early Jurassic). 22 pp., 12 figs.; 1997.

257 Gaudant, J.: L'ichthyofaune pliocène de Willershausen am Harz (Basse Saxe, Allemagne) – un réexamen. – [The Pliocene fish fauna of Willershausen am Harz (Lower Saxony, Germany) – a restudy.] 51 p., 10 pl., 24 fig.; 1997.

258 Maisch, M. W.: The cranial osteology of *Ichthyosaurus intermedius* Conybeare, 1822 from the Lias of Great Britain. 27 pp., 5 figs.; 1997.

259 Finger, I.: Gastropoden der *kleini*-Schichten des Steinheimer Beckens (Miozän, Süddeutschland). – [Gastropods of the *kleini* layers of the Steinheim Basin (Miocene, southern Germany).] 51 S., 12 Taf., 8 Abb., 6 Tab.; 1998.

260 Gründel, J.: Archaeo- und Caenogastropoda aus dem Dogger Deutschlands und Nordpolens. – [Archaeo- and Caenogastropoda from the Dogger of Germany and Northern Poland.] 39 S., 9 Taf.; 1998.

261 Ebel, K., Falkenstein, F., Haderer, F. O. & Wild, R.: *Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) und der Rauisuchier von Waldshut – Biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu *Chirotherium sickleri* Kaup. – [*Ctenosauriscus koeneni* (v. Huene) and the rauisuchian reptile from Waldshut – Biomechanical interpretation of the vertebral column and relation to *Chirotherium sickleri* Kaup.] 18 S., 7 Abb.; 1998.

262 Schweigert, G.: Die Spurenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Schwäbische Alb). – [The ichnofauna of the Nusplingen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Swabian Alb).] 47 S., 10 Taf., 7 Abb., 1 Tab.; 1998.

263 Lucas, S. G., Wild, R. & Hunt, A. P.: *Dyoplax* O. Fraas, a Triassic sphenosuchian from Germany. 13 pp., 5figs.; 1998.

264 Bechly, G.: New fossil dragonflies from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-east Brazil (Insecta: Odonata). 66 pp., 39figs., 1 tab.; 1998.

265 Dietl, G., Schweigert, G., Franz, M. & Geyer, M.: Profile des Nusplinger Plattenkalks (Oberjura, Ober-Kimmeridgium, Südwestdeutschland). – [Sections from the Nusplingen Lithographic Limestone Formation (Upper Jurassic, Late Kimmeridgian, SW Germany).] 37 S., 3 Taf., 14 Abb.; 1998.

266 Dietl, G.: Rolf Hugger – ehrenamtlicher Mitarbeiter des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart – 75 Jahre. 5 S., 1 Bildnis.

267 Schweigert, G.: Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg). – [The ammonite fauna of the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, Beckeri Zone, Ulmense Subzone, SW Germany).] 61 S., 12 Taf., 3 Abb., 1 Tab.; 1998.

268 Zügel, P., Riegraf, W., Schweigert, G. & Dietl, G.: Radiolaria from the Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, SW Germany). 43 pp., 5 pls., 9 figs.; 1998.

269 Schweigert, G. & Dietze, V.: Revision der dimorphen Ammonitengattungen *Phlycticeras* Hyatt – *Oecoptychius* Neumayr (Strigoceratidae, Mitteljura). – [Revision of the dimorphic ammonite genera *Phlycticeras* Hyatt – *Oecoptychius* Neumayr (Strigoceratidae, Middle Jurassic).] 59 S., 10 Taf., 2 Abb.; 1998.

270 Bechly, G.: A revision of the fossil dragonfly genus *Urogomphus*, with description of a new species (Insecta: Odonata: Pananisoptera: Aeschnidiidae). 47 pp., 34 figs.; 1998.

HECKMAN
BINDERY INC.
SEPT 99
Bound -To -Please® N. MANCHESTER,
INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01455 5718